АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXV ВЫП. 3
VOLUME XXV FASC. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1946

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ **FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF**

ВЫПУСК 3 **ТОМ XXV** **1946**

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ДИВЕРГЕНЦИЯ И АДАПТАЦИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В. В. ВАСНЕЦОВ

Институт эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова Академии Наук СССР

Уже в самом начале эмбриологических исследований, в конце XVIII в., ученые обратили внимание на известное сходство между строением отдельных стадий развивающегося животного и строением взрослых животных других групп. Сверх того, намечалось как бы некоторое совпадение последовательности смены этих стадий с последовательностью, в которой казалось возможным расположить группы взрослых животных. Позднее, после исследований Карла Бэра, стали указывать на расхождение в строении, которое наблюдалось в течение онтогенеза различных групп животных. Еще позднее, при утверждении в биологии эволюционной теории Дарвина, это явление дивергенции в онтогенезе стали понимать как отражение в онтогенезе дивергенции в филогенезе этих групп. Таким образом возникла проблема, определяемая как проблема «отношения онтогенеза и филогенеза». Эту проблему разбирает в своих трудах и сам Дарвин. Вслед за ним ее трактуют Ф. Мюллер и Геккель. С тех пор и до нашего времени ей посвящено много работ и статей; не перечисляя их, мы упомянем только последние и притом только принадлежащие советским ученым.

Изучая эту проблему, А. Н. Северцов создал свою теорию филэмбриогенеза. Этими вопросами затем занимались С. Г. Крыжановский, И. И. Ежиков, Б. С. Матвеев. При нашем исследовании развития некоторых видов карповых рыб мы также столкнулись с этими явлениями, в связи с чем возник ряд мыслей и выводов, которые мы и имеем в виду изложить в данной статье.

Группой сотрудников нашей лаборатории было исследовано развитие систем органов, так или иначе связанных с питанием, начиная с вылупления. Работа велась на трех представителях различных родов семейства карповых: воблы (Rutilus rutilus caspicus Jak.), леща [Abramis brama (L.)] и сазана (Cyprinus carpio L.). Исследовано было развитие формы тела и плавников, ротового аппарата, глоточных зубов, кишечника и органов чувств, органов боковой линии. Таким образом были охвачены в большей или меньшей степени почти все системы органов развивающихся рыб.

При вылуплении указанные виды рыб обладают слабо развитыми грудными плавниками, недифференцированной плавниковой складкой, большим грушевидным желточным мешком, закрытым ртом и прямым кишечником, лишенным полости. Органы боковой линии представлены в виде бугорков, расположенных вдоль тела в один ряд и на голове. Эти виды рыб питаются в данный период за счет желтка и висят, приклеившись на растениях, совершая только слабые движения (повидимому, в связи с дыханием). Как мы видим, строение всех органов связано адаптивно именно с таким образом жизни. Вобла и лещ в это время почти не отличимы друг от друга; единственное отличие, которое мы могли констатировать,— это несколько бо́льшая длина хвоста у леща. Сазан сильнее отличается об обоих указанных видов: тело у него короче, передняя часть и голова толще и массивней.

С постепенной резорбцией желтка возникает необходимость перехода эмбрионов на питание внешней пищей. Еще до полной резорбции желтка, у эмбрионов, при достижении каждым видом определенных размеров (лещ и вобла 6 мм, сазан 6,5 мм), плавательный пузырь наполняется воздухом, что помогает рыбке, хотя и плохо, на момент поддерживаться в толще воды. Плавниковая складка дифференцируется на хвостовую лопасть и лопасти на теле, грудной плавник увеличивается, рот открывается и, в связи с появлением зачатков верхне- и нижнечелюстных костей, приоб-

ретает подвижность (правда, очень слабую). На задних жаберных дужках появляется группа конусовидных первичных зубов, внутри кишечника образуется полость, органы боковой линии образуют бокаловидные выросты. Все эти изменения происходят почти одновременно и создают возможность движения и питания внешней пищей. Но в связи с толчкообразными движениями, почти неподвижным ртом и малой способностью к переработке пищи лещ и вобла могут питаться только почти неподвижными представителями мелкого планктона, как, например, колониальными жгутиковыми, некоторыми коловратками и тому подобными организмами. Сазан, обладающий большими размерами рта и более быстрыми движениями, уже с самого начала может питаться более крупными и более подвижными организмами, как, например, мелкими Copepoda, но только у самого дна, где ему легче их поймать. Полная ресорбция желтка, происходящая у леща при размерах в 6,5 мм, а у воблы и сазана при 7 мм, делает рыбку относительно более легкой, что позволяет ей более постоянно держаться в толще воды, а увеличившиеся к этому моменту грудные плавники и начало образования лучей в хвостовой лопасти обусловливают возможность некоторых поворотов и более быстрого движения. Рот передвигается на передний конец морды, т. е. делается конечным; верхне- и нижнечелюстные кости развиваются уже в виде определенных косточек, появляется премаксилла, намечается и связка, соединяющая ее с черепом. Все это делает возможным хватательные движения рта. В это же время появляются настоящие глоточные зубы, однако еще первичной формы. Органы боковой линии появляются и на спинной стороне. Лещ и вобла с этого момента могут уже находить и захватывать более подвижные организмы по сравнению с добычей, которую они могли брать ранее; для них доступны такие объекты, как Nauplius Copepoda; сазан может брать и более крупных Copepoda.

При достижении размеров около 10 мм у леща, воблы и сазана появляются лучи в хвостовом, спинном и анальном плавниках; однако лучи развиваются по всей длине плавников только у воблы, а у леща в анальном и у сазана в спинном плавниках только в их передней части. В ротовом аппарате оформляется связка с внедренным в нее хрящиком; благодаря этому приобретается способность к слабому выдвиганию ротовых частей, происходит смена генерации глоточных зубов, но без изменения их формы. В дальнейшем более или менее синхронно с изменением других систем органов происходит и смена генераций глоточных зубов, сопровождаемая в дальнейшем и сменой формы. Генерации зубов сменяют друг друга не одновременно по всему ряду, а разновременно для отдельных зубов; отсюда получается очень сложная картина их смены. Поэтому в дальнейшем мы не будем описывать смены зубов, отмечая только более существенные моменты. У сазана при размере в 9 мм лучи хвостового плавника развиваются несколько ранее, чем спинного и анального, тело становится более толстым и высоким. В связи с таким изменением формы тела изменяется и способ движения сазана. Амплитуда изгибов тела изменяется, вследствие чего движение становится более прямолинейным, направленным и более быстрым. В кишечнике у сазана образуется первая петля.

При длине около 14 мм[1] у воблы и леща и при 15 мм у сазана — заканчивается образование лучей в плавниках; с этого момента лещ начинает заметно отличаться от воблы. У него несколько увеличивается относительная высота тела. У воблы изгибы профиля тела на спинной и брюшной стороне остаются одинаковыми, а у леща брюшной изгиб начинает преобладать. У сазана, наоборот, большой изгиб спинного профиля, наметившийся уже раньше, еще усиливается. Закладки брюшных плавников, появившиеся еще при размерах 10 мм, увеличиваются. Рот, благодаря большей дифференцировке его частей, начинает заметно выдвигаться, причем у леща и сазана больше, чем у воблы. У леща и воблы кишечник образует петлю, а у сазана уже образовавшаяся раньше петля удлиняется. Органы боковой линии, начавшие увеличиваться в числе еще при размерах рыбки 10 мм, образуют теперь два ряда вдоль боков тела.

Все эти изменения позволяют рыбам расширить свою кормовую базу. Вобла при своем схватывающе-всасывающем рте и симметричном теле может теперь ловить более крупных ракообразных вроде Cladocera. Лещ, легко делая повороты вверх и быстро двигаясь по прямой, своим всасывающим ртом может ловить быстрых подвижных Copepoda. Сазан вследствие своих стремительных движений способен охотиться не только на ракообразных, но и на более крупных и сильных организмов, как, например, личинок Chironomidae.

У леща и воблы при размерах 17 мм, а у сазана при 18 мм развиваются лучи в брюшных плавниках, а грудные плавники, смещаясь, принимают положение, близкое к фронтальной плоскости («горизонтальное положение»). Относительная высота тела еще увеличивается. При этом разница нижнего и верхнего профилей у леща и сазана становится более выраженной. Эти изменения позволяют совершать более резкие повороты в вертикальной и горизонтальной плоскостях. У леща форма тела и плавников облегчает поворот вверх, а у сазана — вниз ко дну. У леща же органы

---

[1] Мы даем всю длину рыбы вместе с хвостовым плавником, так как для ранних стадий, когда хвостовой конец еще не оформился, измерение без хвостовой лопасти затруднительно.

боковой линии, увеличиваясь в числе, сосредоточиваются на спинной поверхности передней части тела, у воблы и сазана — только на боках. У сазана кишечник образует новый изгиб. Все эти перемены обусловливают возможность изменения питания. Вобла меняется меньше, но все же и ее возможности увеличиваются; лещ становится типичным планктоноядом в толще воды, где он легко может ловить быстрых Copepoda; в пище сазана начинает преобладать бентос — в основном личинки Chironomidae. Как приспособление к этой более грубой пище увеличивается и длина кишечника сазана.

При размерах леща около 30 мм, воблы 27 мм и сазана 22 м происходят важные изменения. У леща высота тела сильно увеличивается, причем увеличивается также изгиб верхнего профиля тела, что дает возможность рыбе с помощью длинного анального плавника не только двигаться прямолинейно, но и наклоняться головой вниз. Рот делается полунижним, глоточные зубы частично сменяются и новая генерация уже имеет форму, близко напоминающую зубы взрослого леща. Петля кишечника делает новый изгиб. Органы боковой линии развиваются на нижней стороне тела. Все эти изменения происходят вместе, но не строго синхронно. При размерах около 25 мм выпадает второй ряд зубов и органы боковой линии начинают перемещаться вниз. Таким образом лещ, бывший до сих пор планктоноядом, становится способным к питанию донными организмами, в том числе личинками Chironomidae.

Вобла претерпевает аналогичные изменения. Высота тела у нее увеличивается, но оба профиля попрежнему остаются одинаковыми. Рот становится полунижним, но сохраняет способность схватывания, некоторые зубы новой генерации приобретают более массивную, «растирающую» форму. В кишечнике петля начинает загибаться так же, как у леща. Все эти изменения позволяют вобле захватывать пищу со дна: личинок Chironomidae и мелкие нитчатые водоросли.

У сазана высота тела тоже увеличивается в основном за счет изгибания нижнего профиля. Это позволяет рыбе делать повороты также и вверх, схватывать планктон, срывать с растений перифитон и другие организмы. Рот становится еще более выдвижным, и благодаря дифференциации мускулатуры верхняя челюсть делается способной сильно раздвигать грунт, работая наподобие лопатки. Это приспособление очень важно для рыбы при добывании пищи из глубины грунта.

Таким образом, все три вида исследованных нами рыб на данной стадии развития при различии строения переходят на сходный донный корм, продолжая питаться и планктоном. При этих же размерах (лещ — около 30 мм, вобла — 27 мм, сазан — 22 мм) в дельте Волги, а повидимому, и в дельтах других наших южных рек, мальки всех трех видов скатываются из небольших полоев и ильменей на взморье, где и распространяются.

При размерах леща 50 мм высота тела еще увеличивается, что облегчает повороты вниз головой и повороты в стороны на месте. Каналы боковой линии замыкаются. В дальнейшем высота тела все увеличивается, причем поворотными моментами являются достижение длины 70 и 140 мм. При последнем размере изменяется и соотношение кривизны верхнего и нижнего профилей. Изгиб верхнего профиля увеличивается, и это увеличивает легкость поворотов вниз головой и высасывание из грунта легких и частью подвижных организмов, как то ракообразные, мелкие моллюски, личинки Chironomidae; в то же время поворот вверх и захват планктона почти нацело выпадают. При еще бо́льших размерах замечается еще некоторое изменение формы.

У воблы при размерах около 50 мм все зубы новой генерации приобретают характер «раздавливающих», каналы боковой линии замыкаются. При размерах около 120 мм высота тела заметно увеличивается, а при размерах 160 мм достигает еще большей высоты. Это увеличение высоты тела позволяет легко делать наклон вниз ко дну и поворачиваться в стороны. Однако поворот вниз может производиться только при движении вперед, причем вобла своим схватывающе-всасывающим ртом может схватывать прикрепленные организмы (части высших растений, прикрепленных бисусом моллюсков). Массивные зубы позволяют раздроблять и частично растирать эти объекты.

У сазана при размерах около 30 мм при смене зубов они приобретают форму частично «раздавливающих», а при размерах 50 мм еще новую форму, частично растирающую. В это же время происходит развитие новых петель в кишечнике. При размерах 70 мм новая генерация зубов приобретает форму типично перетирающих; быстро увеличивается высота тела, что еще более облегчает повороты вверх. Позднее, при размерах около 100 мм, начинает уплощаться нижний профиль тела и затем уменьшаться общая высота тела. При размерах 200 мм тело сазана становится более вытянутым, брюхо более плоским, при изогнутой спине. При такой форме сазан уже не может поворачиваться головой вверх, но зато легко наклоняется ко дну, быстрым движением схватывает подвижных животных, закапывается глубоко в грунт и всасывает там животных и семена растений, которые он способен растирать своими зубами. Наконец, более вытянутое тело позволяет сазану преодолевать быстрое течение. Позднее, при размерах свыше 200 мм, тело у сазана еще более вытягивается и снижается. В связи с его утолщением оно приобретает брусковидную форму.

Таковы данные наших исследований. Из них мы прежде всего видим, что процесс развития идет периодически. Онтогенез исследованных рыб распадается на ряд следующих друг за другом этапов. Термин «этап» мы приняли в отличие термина «стадия», которым эмбриологи обычно обозначают всякий момент в развитии животного. Этап — это промежуток жизни организма, в течение которого происходят рост и развитие, но ничего качественно нового в строении и функции организма не появляется. На границе этапов более или менее синхронно происходят качественные изменения в строении, влекущие за собой и изменение биологии организма. Таким образом, переход от этапа к этапу носит скачкообразный характер и связан, как мы видели у исследованных рыб, с достижением определенных размеров. На каждом этапе организм отличается специфической биологией, и все строение организма, всех систем его органов адаптировано к его биологии, к его отношению, к среде на данном этапе. В наших исследованиях совершенно ясно видно, что все системы адаптированы к тем объектам питания, которые характерны для данного этапа. Некоторые системы органов, как, например, пищеварительная, переходят без ясных качественных изменений из одного этапа в другой, поэтому мы можем объединить несколько этапов в более длительные периоды, например период питания желтком (первый этап), период питания мелкими, почти неподвижными организмами (второй этап) и т. д.

Изменения строения рыбы, как мы видели, происходят всю жизнь, и этапы сменяют друг друга с самого начала дробления яйца и до смерти. Таким образом, эта смена продолжается и после наступления половой зрелости. Продолжительность этапа во времени может быть самой различной, начиная с нескольких дней и кончая несколькими годами, причем она может изменяться в зависимости от условий роста и развития. Само собой разумеется, что этапы представляют только части всего развития одного и того же индивидуума и тесно связаны друг с другом. При сравнении развития и смены этапов после вылупления у разных видов мы наблюдаем ясное расхождение в строении различных видов по этапам. Особенно ясно оно проявляется между воблой и лещом. На первом этапе после вылупления во время питания желтком и затем на трех последующих этапах, когда оба вида питаются одинаковым кормом — мелкими, почти неподвижными, а затем мало подвижными, организмами, вобла и лещ почти не отличимы друг от друга; только у леща, как мы выше указали, хвост несколько длиннее. Сазан с самого вылупления сильно отличается от двух других исследованных видов и с самого начала может питаться более крупными и подвижными организмами, чем они. При переходе на пятый этап после вылупления, с развитием всех лучей плавников, выявляется определенное отличие между воблой и лещом, выражающееся и в форме тела. Вобла при этом начинает питаться более крупными и подвижными, но не слишком быстрыми организмами над дном, а лещ становится типичным планктоноядом в толще воды. Эти различия еще усиливаются на шестом этапе. Сазан на соответствующих этапах переходит к питанию настоящими донными организмами и по своему строению, пожалуй, еще сильнее начинает отличаться от воблы и леща.

С переходом на седьмой этап (восьмой у сазана) происходят сильные изменения в строении: и вобла и лещ переходят на питание бентосом, при этом особенно сильные изменения, заметные и в форме тела, наблюдаются у леща, изменяющего жизнь типичного планктонояда на жизнь бентояда. Сазан становится типичным роющим бентофагом, но в связи с изменением формы тела приобретает способность добывать и планктон. Таким образом, все три вида, несмотря на разницу в строении, становятся способными питаться сходным кормом.

В дальнейшем уже трудно говорить о морфологической и биологиче-

ской дивергенции видов, так как каждый из них проходит свой ряд этапов и питается характерным для него кормом из того же бентоса.

Итак, мы видим, что у изученных видов в течение онтогенеза, начиная с вылупления, на следующих друг за другом этапах наблюдается расхождение в строении. Однако только по отношению к вобле мы могли бы сказать, что этот путь изменений идет более постепенно, без резких отклонений на отдельных этапах. У леща такие изменения идут более резко и на пятом и шестом он сильно отклоняется от воблы как по строению, так и по биологии: но затем на седьмом этапе биология леща опять становится более сходной с биологией воблы. Сазан на аналогичном этапе приближается к двум другим видам по биологии питания, в то время как на предшествующих этапах значительно отличается от них.

Ясная связь морфологической дивергенции в онтогенезе изученных нами видов с расхождением в биологии и, в частности, с изменением питания, привела нас к мысли искать факторы наблюдаемой дивергенции в пищевых отношениях исследованных видов, т. е. в пищевой конкуренции. А. А. Шарыгин (1939), анализируя у рыб явления пищевой конкуренции, выделяет два момента, совместно определяющие силу конкуренции между видами. Первый момент — сходство в компонентах питания — Шарыгин называет объемом конкуренции: второй, обозначаемый Шарыгиным как интенсивность конкуренции, есть соотношение между потребностью в пище популяции данных видов и запасам нужной для них пищи в водоеме. Чем меньше пищи и чем потребность в ней больше, тем интенсивность выше, и наоборот. Сила конкуренции в ее количественном выражении, по Шарыгину, определяется как произведение объема конкуренции на ее интенсивность также в количественном выражении.

Попробуем применить этот метод анализа для выяснения возможной конкуренции между рассматриваемыми нами видами на соответствующих этапах. Рассмотрим в основном отношение между воблой и лещом как случай более ясной дивергенции. На первом этапе после вылупления все три вида питаются за счет желтка, следовательно говорить о прямой пищевой конкуренции не приходится. Она полностью отсутствует. На втором, третьем и четвертом этапах вобла и лещ питаются одними и теми же организмами и тем же самым способом, следовательно объем их конкуренции очень высок и может быть выражен как 100%. Напротив, интенсивность конкуренции очень низка. Размеры и вес личинок очень малы. Мы не имеем, к сожалению, данных по весу воблы и леща на самых первых этапах после вылупления, но, судя по сазану, который вообще при одинаковых размерах тяжелее леща и воблы, вес этот не превосходит 0,002 г. (Черфас [17]). Лещ и вобла при одинаковых размерах весят приблизительно одинаково на ранних этапах своего развития (Танасийчук [16]). Если мы примем, что на этом этапе лещ и вобла съедают в сутки пищу, составляющую около 70% собственного веса (Карзинкин), то суточный рацион одной личинки выразится в ничтожной цифре 0,0014 г; только к моменту перехода к пятому этапу и начала дивергенции, при размерах в 14 мм, вес леща и воблы достигает 0,03 г, т. е. увеличивается больше чем в 10 раз.

Таким образом, мы видим, что на первых трех этапах у леща и воблы потребность в пище ничтожна. При обилии мелкого планктона в полоях интенсивность конкуренции не может быть велика, практически мы должны считать ее немногим выше нуля. Тогда и сила конкуренции, несмотря на высокий объем конкуренции, окажется ничтожной. Практически конкуренция отсутствует. Но уже на следующих этапах вес мальков возрастает до заметной величины. К моменту ската, когда лещ достигает размеров около 30 мм, его вес равен в среднем около 0,5—0,6 г, а воблы при 26 мм около 0,4 г, т. е. опять возрастает больше чем в

10 раз. Если в начале пятого этапа суточный рацион возможно принять равным 0,01 г (около 30% веса тела), то ко времени ската он достигает, надо думать, 0,1 г (20% веса тела) [2], т. е. величины уже достаточно заметной. При таком повышении потребности в пище повышается интенсивность конкуренции, и сила конкуренции должна была бы повыситься и стать заметной. Но одновременно, как мы видели, уже на пятом этапе объем конкуренции снижается, вследствие приспособления воблы и леща к добыванию различной пищи. Это снижение объема конкуренции еще усиливается на шестом этапе. Благодаря этому сила конкуренции не повышается. Однако на седьмом этапе, когда вобла и лещ переходят оба на бентосное питание, сходство в питании, т. е. объем конкуренции, повышается. В связи с уже достаточно заметной величиной рациона (0,1 г) сила конкуренции должна повыситься. Другими словами, реальная конкуренция становится возможной. К тому же на соответственном этапе сазан тоже переходит на сходное питание, присоединяя к бентосу и планктон. Но как раз в это время, т. е. при наступлении седьмого этапа у воблы и леща и восьмого у сазана, в дельте Волги начинается активный скат всех трех видов из полоев и ильменей в море, в предустьевую зону, где они и распространяются на широком пространстве, занимая, повидимому, различные стации. Этим реальная конкуренция устраняется. То, что действительно активная миграция наступает как раз на указанных этапах, видно из данных Чугунова [18], а также из новых работ Танасийчук [16]. Чугунов указывает, что скат воблы происходит при средних ее размерах 22 мм, а леща при 25,8 мм. Танасийчук указывает для воблы размеры 16—26 мм, для леща 32 мм и сазана 19 мм. В опытах Идельсона (цит. по Танасийчук) вобла после достижения размеров 20 мм изменяет свое отношение к направлению течения и начинает итти по течению, т. е. реагирует, как активно скатывающаяся. Наши данные указывают на начало седьмого этапа при размерах воблы 26 мм (22), леща 30 мм (26) и сазана 22 мм (20), т. е. при размерах, близких к указанным другими авторами как средних при скате. В дальнейшем каждый вид постепенно занимает свои характерные кормовые площади, почти не совпадающие друг с другом, и таким образом выходит из конкуренции в связи с различием в питании.

Из изложенного видно, что потребность в пище в течение развития леща, воблы и сазана постепенно повышается и к началу пятого (шестого для сазана) этапа делается уже заметной; в дальнейшем она повышается еще больше. Правда, вследствие гибели молоди, достигающей колоссальных размеров, количество особей по мере развития уменьшается, но все же это не уничтожает повышения потребности в пище. Многие исследования за последнее время позволяют нам составить общее представление о процессе гибели молоди в естественных условиях (ВНИРО, Мосрыбвтуз). Из этих работ следует, что наибольшая гибель падает как раз на первые дни после вылупления, т. е. на первые три-четыре этапа, и, следовательно, не отражается на нарастании потребности в питании популяции молоди на следующих этапах, как это видно из приведенного ниже примера. Из выметанной лещом икры в количестве 100 000 штук на третий день погибло 13%. Через 20 дней после выклева осталось только 10 000 личинок, т. е. гибель за это время равнялась 90%, а через два с половиной месяца погибло 99,7%. Если мы примем эти величины, то на 20-й день после вылупления, т. е. как раз при переходе на пятый этап (14 мм длины), приплод одной самки съедал в день 100 г, а через 55 дней приплод той же самки при общем своем весе 10,6 кг съедал уже не меньше 1 кг (ВНИРО, руко-

[2] Большинство приведенных здесь данных о весе и рационе личинок взято нами из неопубликованных материалов, любезно сообщенных нам Б. О. Черфасом, Г. С. Карзинкиным и Н. И. Кожиным, за что мы приносим им свою благодарность.

лись). Итак, мы видим, что, несмотря на гибель, потребность в пище популяции молоди сильно повышается. Вследствие этого возникает возможность конкуренции между видами, но благодаря изменению питания каждого из них в различных направлениях, а также поведению (на седьмом этапе) виды выходят из возможной конкуренции между собой. Поэтому, говоря выше о конкуренции между видами, мы говорили все время о возможной, а не о фактической конкуренции, которая уже снята благодаря расхождению в строении и способах добывания пищи в течение развития.

Проявлению конкуренции препятствует также и то, что время и условия нереста и вылупления воблы, леща и сазана различны, следовательно они не сталкиваются друг с другом в питании на одних и тех же местах и в одно время. Однако эти обстоятельства совершенно не исключают конкуренции, так как бывают случаи, когда лещ и вобла мечут икру одновременно и в одном месте, как нам неоднократно приходилось наблюдать. Более подвижная молодь четвертого — шестого этапов встречается часто в одних и тех же полоях и ильменях. При этих условиях различия в строении и питании играют большую роль для выхода из конкуренции; все же в иных случаях, когда ассортимент пищевых объектов мал, возможно наступление реальной конкуренции. Отсюда можно вывести определенное заключение, что дивергенция на определенных этапах в онтогенезе родственных видов и родов определяется возможной конкуренцией на этих этапах. Чем сильнее возможная конкуренция на каком либо этапе, тем больше расхождение. В исследованном нами случае конкуренция, а с ней и дивергенция, усиливается с ростом.

Таким образом дивергенция в онтогенезе определяется тем же фактором, каким, по учению Дарвина, определяется и расхождение родственных видов, т. е. выходом из конкуренции. Этим и определяется сходство между дивергенцией в онтогенезе и дивергенцией в филогенезе, но при таком понимании этого явления оно получает совершенно иное разъяснение, о чем мы будем говорить ниже.

Высказанный нами взгляд на факторы дивергенции в онтогенезе несомненно может быть распространен на всех рыб. Периодика в развитии рыб установлена для всех изученных случаев. Делались попытки установить определенные термины для периодов раннего онтогенеза (Расс). При переходе между периодами наблюдаются скачки, иногда столь резкие, что тогда говорят уже о метаморфозе. Хорошо также известна и неоднократная смена питания, наблюдаемая у рыб в течение их жизни, причем эта смена не прекращается и после наступления половой зрелости (судак, треска, бычки и др.). Такое явление мы наблюдали у чебака — Leuciscus schmidti (Herzenstein) — озера Иссык-Куль. У чебака питание и связанное с ним строение в первые годы после наступления половой зрелости настолько отличаются от наблюдаемых на следующих этапах жизни, что рыбаки, а за ними исследователи признавали существование двух видов чебака.

Таким образом наличие у всех рыб в онтогенезе этапов надо считать установленным. Общепризнанным является также взгляд, что некоторые черты строения рыб, как на поздних этапах, так и на ранних, адаптивны к условиям жизни на данном этапе. Наши исследования показали нам, что все черты строения и поведения рыб на всех этапах имеют адаптивное значение по отношению к биологии того этапа, на котором они наблюдаются. В противоположность этому взгляду многие ученые считают, что наряду с адаптивными чертами строения имеются другие, обусловливаемые только исторической преемственностью или рекапитуляцией, как определяют это явление некоторые авторы. В основе «биогенетического закона» Геккеля лежит именно такое представление; такого же взгляда придерживаются

А. Н. Северцов, И. И. Ежиков, Б. С. Матвеев и др. Только С. Г. Крыжановский [10] определенно высказал ту же мысль, к которой привело нас наше исследование. С другой стороны, начиная с О. Гертвига, указывается, что на ранних этапах (стадиях) онтогенеза все или некоторые черты строения не адаптивны к условиям данного этапа, а являются необходимой ступенью дальнейшего развития. Поэтому их можно рассматривать как адаптацию механизма развития, обусловливающую адаптивное строение последующих этапов (Кольцов, Крушинский [6, 8, 9]).

Наши исследования привели нас к выводу, что все три указанные момента — историческая преемственность (рекапитуляция), механизм самого развития, взаимообусловленный последующими этапами, и, наконец, адаптация к условиям данного этапа — не являются взаимно исключающими друг друга. Напротив, все эти три момента не порознь определяют различные черты строения, а проявляются только в единстве друг с другом во всякой черте строения и на каждом этапе. Это не различные явления, а различные стороны единого явления в строении организма, скорее даже — это различные аспекты, под которыми мы можем рассматривать каждую черту строения каждого органа или систему органов на каждом этапе.

В этом отношении весьма показательна статья Гров и Ньюэлл (Grove and Newell [21]). Авторы разбирают такой классический случай рекапитуляции как гетероцеркальный хвост на ранних этапах развития костистых рыб. Рядом экспериментов они показали, что развитие гетероцеркального хвоста и переход его в гомоцеркальный являются адаптацией к определенному удельному весу личинки на соответственных этапах. На основании этого авторы отвергают толкование гетероцеркального хвоста личинок костистых рыб как рекапитуляции и говорят о «так называемой рекапитуляции». А между тем ряд фактов определенно показывает, что гетероцеркальный хвост личинок костистых рыб есть наследие предков. Несомненные предки костистых рыб — палеозойские, Paleoniscoidea — имели во взрослом состоянии гетероцеркальный хвост, и нет сомнения, что и их личинки обладали таким же хвостом, на что указывает развитие таких обладающих гетероцеркальным хвостом рыб, как осетровые. Авторы указанной статьи ясно показали единство исторической преемственности и адаптации, но не поняли этого.

Единство всех трех моментов можно указать и на примере из наших исследований. На четвертом этапе развития леща в его анальном плавнике развиваются только передние лучи, и таким путем образуется короткий плавник. У нас имеются основания считать, что наиболее древние карповые предки леща имели короткий плавник, такой же, как у воблы, которая на соответственном четвертом этапе имеет короткий анальный плавник. Таким образом, у леща на этом этапе в форме хвоста можно видеть наследие предков. В то же время короткий анальный плавник с немногими лучами есть необходимая ступень к длинному анальному плавнику, развивающемуся на следующем этапе. И, наконец, короткий анальный плавник есть определенная адаптация в системе движения леща, соответствующая и характеру добычи и способу ее поимки. Здесь все три момента проявляются в своем единстве и не могут существовать отдельно. Это же наблюдается и во всех системах органов.

Оновываясь на всех этих данных, мы можем распространить наше толкование факторов дивергенции, наблюдаемой в онтогенезе, на всех рыб. Нет никаких оснований отвергать ее и для амфибий, у которых наблюдаются в онтогонезе этапы, несомненные адаптации на ранних этапах, и притом в ясном единстве с исторической обусловленностью. Наконец, ряд фактов указывает на большую вероятность

такого же понимания и по отношению к беспозвоночным, имеющим свободно живущие личинки.

Однако у нас неизбежно возникает вопрос, возможно ли перенести наше толкование факторов, определяющих дивергенцию в онтогенезе, также и на тех животных, у которых развитие в течение длительного срока проходит под плотной оболочкой яйца или внутри тела матери. В группе позвоночных это относится к Amniota. У них мы находим то же явление расхождения в онтогенезе, что и у рыб. Если наше толкование правильно, оно должно быть правильно и по отношению к Amniota. Если же оно неприложимо к ним, то и в нашем толковании по отношению к рыбам надо искать ошибку. Мы сами не исследовали развития Amniota, но на основании имеющихся данных попробуем ответить на поставленный вопрос. На первый взгляд, в ранний период развития у Amniota о конкуренции не может быть и речи. Действительно, о какой конкуренции можно говорить, например, между яйцами двух видов птиц, хотя бы гнезда их лежали бок о бок, или между зародышами в матках двух самок, обитающих в непосредственной близости?

Общепринятым является представление, что как раз развитие в плотных оболочках яйца или внутри тела матери само по себе есть приспособление для защиты развивающегося организма от воздействия со стороны внешней среды, выключение его из конкуренции. Но если мы глубже проанализируем явление, то окажется, что положение не совсем таково, каким оно представляется на первый взгляд. Конкуренция может быть не только из-за пищи. Удобные для развития яиц места тоже являются объектом конкуренции. Это известно для птиц, хорошо известно для рыб. Выход из конкуренции ведет к откладыванию яиц в иных условиях, которые предъявляют к зародышу иные требования. Наконец, даже по отношению к зародышам в теле матери можно говорить о косвенной конкуренции, так как беременная мать требует усиленного питания, а следовательно здесь возникает большая необходимость выхода из конкуренции, иного питания, поведения, а отсюда и других условий развивающегося зародыша.

Итак, все же и для амниот на ранних стадиях развития можно говорить о прямой или косвенной конкуренции.

Все имеющиеся данные говорят за то, что и у амниот в онтогенезе наблюдаются отдельные этапы. Определенная периодизация известна для птиц после вылупления и млекопитающих после рождения. Но этапы, без сомнения, намечаются и до вылупления и рождения. Шмальгаузен указывает на смену периодов роста и дифференциации. Гораздо более спорным является вопрос об адаптации развивающегося животного на каждом этапе к условиям данного этапа.

Правда, всем известны «эмбриональные приспособления», как то амнион, алантоис, плацента и т. п. Но адаптивный характер всех черт строения и процессов в ранние периоды жизни животного отвергается целым рядом ученых. Сам Дарвин определенно высказывался по этому поводу. Он говорит: «Особенности организации, по которым зародыши весьма различных животных одного и того же класса сходны между собой, часто не имеют прямого отношения к условиям существования. Мы не можем, например, думать, что образование у зародышей позвоночных артериальных дуг в области жаберных щелей связано с сходными условиями и у млекопитающего, питающегося в утробе матери, и в яйце птицы, насаживаемом в гнезде, и в икре лягушки под водой... Никто не предполагает, что полосы львенка или пятна птенца черного дрозда приносят какую-нибудь пользу этим животным».

Вслед за Дарвиным многие исследователи считают, как мы говорили выше, что, наряду с адаптивными чертами строения, другие

черты обусловливаются историческим наследием или адаптивны только в связи с механизмом осуществления строения более поздних этапов (взрослых животных). Но, по нашему мнению, как указано выше, все эти моменты всегда сказываются в строении всех органов и систем. Это положение не только может быть вскрыто при исследовании всякого фактического развития, но и выведено умозрительно. Действительно, всякая черта строения или процесса организма любого вида является исторически обусловленной и развилась на базе существующего у предков строения. Поэтому в строении всякого органа или системы органов на каждом этапе можно вскрыть моменты, связанные с прошлым. Разумеется, точно так же во всяком органе и системе органов присутствует момент нового, развившегося при образовании данного вида (или другой группы). Но моменты старого и нового выступают только в единстве [3], которое при новых соотношениях в строении и биологии вновь образовавшегося вида и выступает как качественно новое. Так как этапы не являются автономными, а только действительно этапами единого развития одного и того же организма, то все черты строения на каждом этапе обусловливают строение на последующем этапе и тем самым при адаптивности всего процесса развития обусловливаются последующими этапами. Поэтому в каждой черте строения имеется и момент механизма развития последующих этапов. Наконец, всякий живой организм по самому своему существу связан с внешней средой такими многообразными связями, что ни одна черта его строения не может быть ни на каком этапе развития безразлична для его существования, а следовательно необходимо должна быть адаптивна у него, как представителя вида.

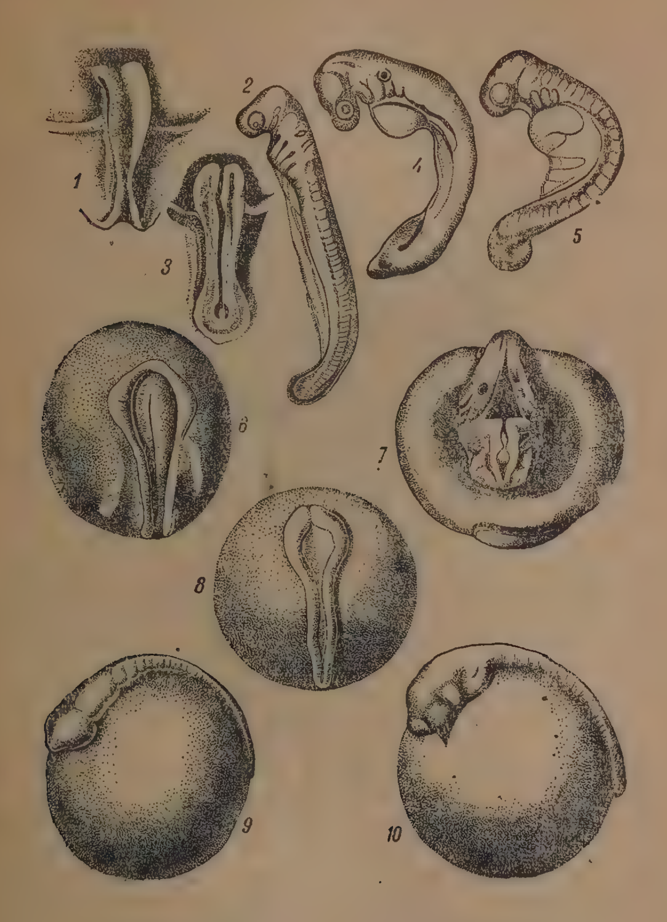
Здесь нам кажется уместным остановиться на самом понятии адаптации, играющем такую важную роль в нашем решении разбираемого вопроса. Как мы уже сказали, всякий организм связан с внешней средой необходимыми и многообразными связями и всякая черта его строения должна проявляться при одних условиях как полезная, а при других как вредная. Это обстоятельство и обусловливает наличие естественного отбора, который создает определенную адаптацию у индивидуумов всякого образовавшегося вида. Адаптация не есть какая-то специфическая структура или строение, а есть категория отношений. Отсюда под адаптаций мы должны понимать такую форму отношения организмов к внешней среде и связанные с этой формой отношения строение, процессы и поведение, которые обусловливают выживание достаточного для сохранения вида количества индивидуумов. Таким образом, адаптация проявляется как таковая только по отношению ко всему виду, хотя осуществляется через индивидуумов, в их строении, физиологии, поведении. Всякая адаптация всегда относительна и проявляется как ограничивающая. Всякая адаптация является и адаптацией, т. е. полезной, и анадаптацией, т. е. вредной. Приспособление леща к питанию планктоном на пятом и шестом этапах мешает ему питаться бентосом, и, наоборот, приспособление к питанию бентосом на восьмом и девятом этапах препятствует питанию панктоном, что хорошо известно. Далее, адаптация к одной стороне биологии организма, например к питанию, стоит в противоречии с приспособлением к размножению или спасению от врагов. Поэтому в общей адаптации все эти частные адаптации взаимно ограничены и поэтому относительны.

Наконец, всякая приобретенная при образовании вида адаптация ведет к большему выживанию индивидуумов и, несмотря на колебания численности, в конечном счете к перенаселению, которое влечет за собой снижение благосостояния вида. Выходом из такого анадап-

[3] Это действительное единство не мешает нам абстрагировать в явлениях старое от нового.

тивного следствия адаптации и является образование нового вида, как выхода из конкуренции. После этих замечаний вернемся к основному ходу нашего обсуждения вопроса.

Наиболее веским указанием на наличие адаптации является конвергенция или сходство в строении животных, принадлежащих к неродственным группам, но сходным по биологии. Воспользуемся этим путем для выяснения поставленного вопроса об адаптивном строении на ранних этапах онтогенеза у Amniota.



Стадии развития Anamnia и Amniota.

1, 2 — Squalus acanthias — Elasmobranchia, *3* — Trionix, *4* — Crocodilus, *5* — Lepus timidus (по Кайбелю), *6, 7* — Acipenser (по Крыжановскому), *8, 9, 10* — Necturus (по Кайбелю)

Используем давно известные факты. На рисунке приведены, с одной стороны, две стадии зародыша акулы, и с другой — соотвественные стадии амниота (рептилий и млекопитающих). Несмотря на несомненное различие, все же бросается в глаза ясное сходство на всех приведенных стадиях. Это сходство становится еще более заметным, если мы сравним эмбрионов акул и Amniota с зародышами соответственных стадий тех позвоночных, у которых эмбрион развивается в икре, защищенной только тонкими оболочками, а именно с зародышами осетровых и амфибий. Эти последние на приведенных

стадиях тоже очень сходны друг с другом. Таким образом, сходная биология отражается и на сходстве строения, и , наоборот, при различии биологии строение будет различно. Можно, конечно, свести указанные различия к количеству желтка, как непосредственно действующему фактору. У акул и рептилий его относительно во много раз больше, чем у костистых рыб и амфибий. Но у млекопитающих желтка нет, а их эмбрионы очень сходны с эмбрионами рептилий. Очевидно, условия в яйце с твердой оболочкой и в теле матери сходны и требуют сходных адаптаций.

Однако нам могут возразить, что у зародыша присутствует целый ряд органов, не могущих выполнять свои функции в условиях жизни в яйце или в теле матери,— органы движения и органы чувств. Однако безусловность такого возражения только кажущаяся. Функция органов не остается постоянной в течение развития организма. Сам характер обмена веществ различен на разных этапах развития (Needham). Селезенка, на ранних этапах играющая роль органа кроветворения, на поздних выступает как депо крови. Другие органы также функционируют на ранних этапах как органы кроветворения, но позднее теряют эту функцию. На ранних этапах почти все ткани являются депо гликогена, а на поздних эту роль играет только печень и т. д. Еще больше примеров смены функций в онтогенезе нам известно у рыб, но мы не будем их приводить, так как нас в данном случае интересуют Amniota. Отсюда весьма вероятно, что органы движения (на поздних этапах) и органы чувств выполняют на ранних этапах или совсем другую или несколько отличную функцию. Поэтому трудно себе представить, что, например, глаза цыпленка в яйце не выполняют никакой функции. Столь большие образования, превосходящие по размерам остальное тело зародыша, не могут не влиять на ход обмена, а потому естественный отбор должен так изменить это влияние, что образуется определенное участие глаз в обмене цыпленка.

Конечно, можно думать, что естественный отбор действует не на ранних этапах, а только на поздних, уже при свободной жизни, на ранних же этапах только отражается действие этого отбора. Действительно, естественный отбор на более поздних этапах должен отражаться и на ранних, на это указывает подобное действие искусственного отбора при образовании пород. Но несомненно, естественный отбор действует и на ранние этапы развития зародыша внутри яйца или матери. Если бы естественный отбор не действовал на этих ранних этапах, то амплитуда и частота вариаций были бы у эмбриона гораздо больше, а смертность тотчас после рождения и вылупления тоже во много раз превосходила бы то, что наблюдаем, так как только с этого момента и начинал бы действовать отбор. Но лучшим доказательством действия естественного отбора на ранних этапах являются летали или летальные мутации. Изменение строения, вызванное этими мутациями, приводит к гибели зародыша в определенные сроки утробной жизни или инкубации, т. е. на определенных этапах развития. Это, во-первых, прямо доказывает действие естественного отбора на указанных этапах, а во-вторых, тоже вполне определенно говорит об адаптивном характере строения на этих этапах к условиям данных этапов.

Итак, все приведенные выше факты и рассуждения приводят к выводу, что на ранних этапах жизни амниота строение зародыша адаптивно к условиям данных этапов. Однако перед нами все же возникает вопрос: если различие в строении эмбрионов амниота мы можем объяснить различием в условиях жизни, вызванным выходом из конкуренции, то как мы можем объяснить, исходя из той же конкуренции, различную степень сходства эмбрионов близких групп на разных этапах? Различие в условиях должно быть одинаково на всех этапах инкубации и внутриутробной жизни. Однако это не так. При росте и развитии у

эмбриона изменяются и усиливаются требования к условиям окружающей среды. Поэтому различные уже с самого начала развития условия теперь, при усилении требований к ним, выступают и как качественно иные, и адаптации к ним должны проявляться в новой форме. Таким образом, различия в условиях оказываются при этом еще более несходными.

Усиление и изменение требований растущего эмбриона подтверждается как опытом животноводства, так и наблюдениями в природе. Беременная самка требует для благополучного развития эмбриона более заботливого ухода во вторую половину беременности, и в инкубаторе во вторую половину инкубации требуется более тщательная регуляция условий. Значит требования развивающегося эмбриона не остаются постоянными. Выход из конкуренции, приведший к различию условий кладки яиц или биологии самки, приводит и к дальнейшему различию развивающегося организма.

Из всего сказанного мы видим, что и у амниот и у других животных, ранние этапы жизни которых проходят в яйце или теле матери, расхождение в онотогенезе может быть объяснено, так же как и у рыб, выходом из возможной конкуренции. Таким образом, как мы уже указали выше, дивергенция в онтогенезе определяется тем же фактором, что и дивергенция видов, т. е. выходом из конкуренции. Отсюда можно говорить о сходстве дивергенции в онтогенезе и в филогенезе. Однако при более углубленном анализе этот вопрос представляется в ином свете. Мы видели, что изменения, идущие по этапам, охватывают собой всю жизнь организма, от начала развития и до смерти. Отсюда следует, что онтогенез есть не что иное как индивидуум, взятый не в один какой-нибудь момент, а во всей целостности его развития, как процесс. Филогенез же есть вид (или другая группа), рассматриваемый в его становлении. Таким образом проблема отношения онтогенеза к филогенезу представляется как отношение индивидуума, взятого как процесс в его целостности, к виду, взятому в его становлении в истории.

Вид, существующий в индивидуумах при своем возникновении, изменяется также в составляющих его индивидуумах, т. е. в онтогенезах. Поэтому здесь мы имеем не сходство в изменениях этапов онтогенеза с изменениями, происходящими при образовании вида, а тождество явлений. Историческое изменение онтогенеза и есть изменение образующегося вида, так как он существует только в индивидуумах. При такой постановке вопроса проблема отношения онтогенеза к филогенезу в том разрезе, на который мы указали в начале статьи, снимается и превращается в вопрос о закономерностях филогенеза. Вопрос заключается в том, по каким закономерностям изменяются этапы онтогенеза при выделении нового вида,— его дивергенции от прародительского вида. От каких факторов зависит большее или меньшее сходство, или, вернее, сходство и различие на отдельных этапах дочернего и прародительского вида (или другой систематической группы)? Наши исследования привели нас к убеждению, что таким фактором является выход из конкуренции пищевой или по другим объектам, происходящей на различных этапах. Эти изменения идут, конечно, в связи с изменением общей биологии индивидуума, т. е. всего онтогенеза.

Для решения этого вопроса необходимо систематическое, сравнительное по этапам изучение онтогенеза всех групп животных, по возможности и ископаемых, изучение, при котором надо принимать во внимание единство трех моментов: исторической обусловленности, взаимной связи всех этапов в целостном онтогенезе и адаптивной обусловленности каждого этапа.

На основании всего вышеизложенного мы приходим к следующим выводам:

1. Весь онтогенез от рождения до смерти распадается на ряд этапов, следующих друг за другом как до наступления половой зрелости, так и после него.

2. На протяжении этапа происходят рост и развитие, но качественно новое в строении и функции не появляется. На границе этапа (у рыб — связана с размером) происходит более или менее синхронно качественное изменение всех или большинства систем и органов.

3. На каждом этапе организм отличается специфической биологией (отношением к среде), и все его строение адаптировано к биологии данного этапа.

4. Дивергенция этапов в онтогенезе обусловливается прямой или косвенной конкуренцией, выходом из которой и определяется эта дивергенция. У исследованных рыб с ростом конкуренция усиливается.

5. Дивергенция в филогенезе и дивергенция в онтогенезе по существу одно и то же явление, отсюда и возможность говорить об их сходстве.

6. Все черты строения организма на всех этапах онтогенеза обусловлены ходом исторического развития (рекапитуляция), связью этапов друг с другом (механизм развития) и обеспечением жизни на данном этапе (адаптация); все эти стороны неразрывны во всяком морфологическом и физиологичском явлении и представляют отдельные его аспекты.

7. Отношение онтогенеза и филогенеза есть отношение индивидуума, взятого как процесс, к виду (и всякой другой систематической группе), взятому в его историческом становлении.

8. При таком понимании проблема отношения онтогенеза к филогенезу снимается и превращается в вопрос о закономерности филогенеза, так как изменения в филогенезе осуществляются в индивидуумах.

9. Для вскрытия этих закономерностей необходимо систематическое сравнительное по этапам изучение онтогенезов всех групп на основе единства рекапитуляции, механизма развития и адаптации.

Литература

1. Васнецов В. В., Экологические корреляции, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 4, 1938.—2. Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Белогуров А. Я., Ланге Н. О. и Дислер И. Н., Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, Сб. ИЭМ АН СССР (рукопись).— 3. Васнецов В. В., Исследование состояния запасов рыб озера Иссык-Куль (рукопись).— 4. Дарвин Ч., Происхождение видов, 1939.— 5. Ежиков И. И., К теории рекапитуляции, Зоологический журнал, т. XII, вып. 4, 1934.— 6. Кольцов Н. К., Генетика и физиология развития, Биологический журнал, т. III, вып. 2, 1934.— 7. Кононов В. А., Опыт выращивания молоди леща в нерестово-выростном хозяйстве дельты р. Волги, Тр. ВНИРО, т. XVI, 1941.— 8. Крушинский Л. В., Биогенетический закон в свете данных экспериментальной биологии, Природа, № 11, 1939.— 9. Крушинский Л. В., Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма, Успехи современной биологии, т. XI, вып. 2, 1939.— 10. Крыжановский С. Г., Принцип рекапитуляции, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, т. I, 1939.— 11. Матвеев Б. С., К вопросу о расхождении признаков в онтогенезе, Тр. Новороссийской биологической станции, т. II, вып. 1, 1936.— 12. Матвеев Б. С., Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.— 13. Павлова А. Е., Питание судака северного Каспия, ВНИРО (рукопись), 1936.— 14. Расс Т. С., Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб, ГОИН, 1933.— 15. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, 1939.— 16. Танасийчук В. С., Скат молоди воблы, леща и сазана из полойных водоемов дельты Волги, Тр. ВНИРО, т. XVI, 1941.— 17. Черфас Б. И., Рыбоводство в естественных

водоемах, 1940.— 18. Чугунов Н. Л., Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района, Тр. Астр. н.-рыбохоз. ст., т. VI, вып. 4, 1928.— 19. Шорыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1939.— 20. Baer C. E., Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere, Bd. I, 1828.— 21. Grove A. I. and Newell G. E., The Relation of the tailform in Cyclostomes and Fishes to specific gravity, Ann. and Magaz. Nat. Hist., No. 22, 1939.— 22. Heckel E., Die Gastraea-Theorie, Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. VIII, 1874.— 23. Hertwig O., Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. I, 1906.— 24. Meckel G., System der vergleichenden Anatomie, 1821.—25. Mohr O. L., Lethal Genes in higher animals and man, Relazioni del IV Congresso internaz di pathol comparata, V. I, 1939.— 26. Müller F., Für Darvin, 1864.— 27. Needham J., Chemical Embryology, 1931.— 28. Schmalhausen und Stepanova, Studien über Wachstum und Differenzierung, Teil III, Roux'Arch. f. Entwickl.-Mech., Bd. 108, 1926.— 29. Woerdeman M. W., Über den Glykogenstoffwechsel des Organisationszentrums in der Amfibiengastrula, Prov. Akad. Wetensch., Amsterdam, v. 36, No. 2, 1939.

DIVERGENCE AND ADAPTATION IN ONTOGENY

V. V. VASNETZOV

The A. N. Sewertzoff Institute of Evolutional Morphology of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

On the ground of his study of the development of systems of organs connected with nutrition and of the biology of nutrition of the bream, the vobla (Rutilus rutilus caspicus Jak.) and the wild carp, the author comes to the following conclusions.

I. The entire ontogeny from birth till death is divided into a series of etaps, following one another, both before sexual maturity and after it.

2. In the course of every etap growth and development take place, but nothing qualitatively new appears either in the structure or in the function. At the end point of a etap (in fishes it is bound with size) a more or less synchronic qualitative change occurs in all or in the majority of the systems and organs.

3. At every etap the organism possesses a different specific biology (relation to the surroundings) and its entire structure is adapted to the biology of this etap.

4. The divergence of the etaps in ontogeny is determined by direct or indirect competition, the passing out of which determines this divergence. In the fish species investigated by the author competition increases with growth.

5. Divergence in philogeny and divergence in ontogeny are essentially one phenomenon, hence the possibility to consider their similarity.

6. All the features of the structure of the organism at every etap of ontogeny are determined by the course of historic development (recapitulation), by the connection existing between the etaps (mechanism of development) and by the preservation of the life of the organism at every etap (adaptation); all these are indelibly bound together in every morphological and physiological phenomenon and are only its different aspects.

7. The relation of ontogeny to philogeny is the relation of the individual, considered as a process, to the species (or any other systemic group), considered in its historic formation.

8. In such a conception the problem of the relation of ontogeny to philogeny disappears and is transformed into the problem of the regularity of philogeny, since the philogenetic changes are achieved in individuals.

The author regards as absolutely possible the extension of these theses to those animals as well, in which the development at the earlier takes place in an egg, protected by a hard envelope, or in the body of its mother. Of the cerebrates this regards the Elasmobranchia, the Holocephala and all the Amniota.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

МУТАБИЛЬНОСТЬ И ПРОЯВЛЕНИЕ ЛЕТАЛЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Н. П. ДУБИНИН

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии Академии Наук СССР

I. Введение

В 1931 г. Дубинин и другие обнаружили, что в природных популяциях имеется огромное количество особей гетерозиготных по аутосомным летальным мутациям. Многие последующие работы подтвердили это открытие [25, 18, 1, 11 и др.].

Исследование летальных мутаций открыло перед генетикой популяций новые перспективы. Анализ леталей максимально объективен, ибо они устанавливаются по полной гибели гомозигот по леталю. Их количества в популяциях очень велики, часто выражаясь в десятках процентов от общего числа гамет популяции. Их разнообразие огромно, выражаясь в сотнях разных генов. Суммарное количество новых, возникающих в каждом данном поколении мутаций также очень велико, достигая процента и более в одном гаплоидном наборе дрозофилы.

Исследование летальных мутаций дает неоценимые возможности количественного анализа основных генетических процессов, идущих в популяциях. Оказывается возможным в точных экспериментах, на материале из природы, изучить роль основных факторов эволюции популяций: естественного отбора, давления мутаций и генетико-автоматических процессов.

В 1937 г. я наметил большой план экспериментов по этим проблемам и, начиная с 1938 г., с помощью В. Н. Беляевой, С. Ю. Гольдат, Н. Д. Дусеевой, Е. Н. Копыловой, В. В. Мансуровой, К. А. Паниной, Е. Д. Постниковой (Воронежский государственный университет) и В. В. Хвостовой провел экспериментальный анализ этих вопросов. Количественный учет сложных эволюционных процессов, проводимый даже в самой элементарной форме, требует большого и кропотливого труда. Эксперименты, излагаемые в настоящей работе, основаны на десятках тысяч скрещиваний. Так, опыт по анализу идентичных леталей проведен на 24 566 скрещиваниях, анализ темпа спонтанного мутирования на 52 251 скрещиваниях и т. д.

В ряде сообщений я предполагаю изложить часть выполненной программы, проведение которой в целом потребует еще многих лет работы.

Во время проведения работы и по ее окончании появилось несколько работ по тем же вопросам. В 1937 г. появилась работа Стертеванта (Sturtevant). В 1938, 1939 гг. появились работы Оленова и др., в 1938, 1939, 1940, 1941, 1942, 1943, 1944 гг.— ряд сообщений Р. Л. Берг. В 1941, 1942 появились генетико-математические работы Добжанского и Райта, Райта Добжанского и Хованитца (Wright, Dobzhanscky, Hovanitz) на экспериментальном материале из популяций Drosophila pseudoobscura.

II. Естественный мутационный процесс в природных популяциях дрозофилы по второй хромосоме

Определение частоты естественного мутирования проводилось обычным методом балансирования природных хромосом с хромосомой, мар-

кированной доминантным геном Curly и имеющей две инверсии. Изучались популяции: Кутаиси (1939), Симферополь (1939) и Сочи (1938).

По Симферополю проведено два опыта. В первом опыте изучались 498 природных хромосом, свободных от леталей. Среди 476 линий, доведенных до третьего поколения, возникло 3 летальных мутации (0,63 ± ± 0,36%).

Во втором опыте исследовалась степень гетерогенности по способности к мутированию отдельных хромосом из природы. Было взято 10 хромосом, свободных от леталей, и для них на 5603 скрещиваниях изучен темп мутаций (табл. 1).

Таблица 1

Популяция Симферополь 1939 г. Частота естественного мутирования по отдельным хромосомам из природы, суммарная частота мутаций и повторный анализ высокомутабильной хромосомы

	Номер исходной линии из популяции										Повторно по № 80	Суммарно по № 80	Суммарно по всем анализам	То же без хромосомы № 80	По 476 хромосомам от 476 самцов
	18	107	277	219	270	98	4	281	280	80					
Изучено хромосом . . .	469	501	551	873	545	564	501	495	512	592	899	1 491	6 978	5 487	476
Количество леталей . . .	0	0	0	1	1	2	2	2	3	12	5	17	31	14	3
Частота возникновения леталей в % со средней ошибкой .	—	—	—	0,11 ±0,11	0,18 0,17	0,35 0,13	0,49 0,28	0,40 0,29	0,58 0,30	2,02 0,58	0,56 0,25	1,13 0,37	0,44 0,08	0,25 0,06	0,63 0,36

Данные табл. 1 показывают значительную гетерогенность отдельных хромосом по способности к мутированию. Частота мутаций колеблется от 0 до 2,02%. Темп мутаций высокомутабильной хромосомы (№ 80) был исследован повторно на 899 скрещиваниях и теперь оказался равным 0,56%. Объединяя оба опыта, поскольку разница между ними недостоверна, имеем на 1941 хромосому 17 возникновений леталей, т. е. 1,13%. Статистически достоверные различия имеются только между линией хромосомы № 80 (первый опыт, частота мутаций 2,02%, $n = 592$) и линией 219 [частота мутаций 0,11%, $n = 873$ ($Md/md = 1,9/0,59 = 3,2$)].

Общий темп летальных мутаций в популяции Симферополя по второй хромосоме равен 0,44 ± 0,08% (изучено 6978 хромосом).

В опыте по Симферополю темп мутаций изучался в лаборатории, в условиях неприродного генотипа в целом. Опыт был растянут на пять повторных анализов, каждый из которых связан с двукратным скрещиванием с лабораторной линией. Уже в первом анализе (оставляя кроссинговер) вероятность природного генотипа в целом в гамете равна $\frac{1}{4}^3$, во втором $\frac{1}{16}^3$, в третьем $\frac{1}{64}^3$ и т. д. Практически во всех опытах частота мутаций изучалась в нарушенной, неприродной системе генотипа.

Для выяснения вопроса о роли природного генотипа и природной среды по популяции Кутаиси было проведено два сравнительных опыта. В одном опыте частота мутаций изучалась в гаметах природных самцов, во втором в условиях нарушенного генотипа, в лаборатории.

В первом опыте исследовано 790 хромосом от 71 природного самца (в среднем: по 11 хромосом от самца). 18 самцов оказались гетерозиготами по популяционным леталям. Среди 582 хромосом от остальных 53 самцов возникло 3 леталя (0.511 ± 0,29%).

Во втором опыте, по методике, описанной для Симферополя, исследована частота мутаций для 10 линий (табл. 2).

Таблица 2

Популяция Кутаиси 1939 г. Частота естественного мутирования по отдельным хромосомам из природы, в естественном обитании популяции и в естественно-популяционном генотипе и в лаборатории в генотипе, смешанном с лабораторной линией

	№ исходной линии из популяции, изученной в лаборатории в смешанном генотипе											В условиях природы	Суммарно
	420	490	403	448	530	440	430	523	556	557	Всего		
Изучено хромосом	500	510	463	503	543	563	594	545	508	469	5 203	582	5 785
Возникло леталей	0	0	0	0	1	1	2	2	2	6	16	3	19
Частота мутаций в %	—	—	—	—	0,18	0,18	0,34	0,37	0,39	1,28	0,31	0,51	0,33
Средняя ошибка	—	—	—	—	±0,17	0,17	0,13	0,25	0,28	0,47	0,07	0,29	0,07

Среди 10 изученных линий опять имеется тенденция к разной частоте мутирования, хотя статистически достоверных различий и не обнаружено. Различий между частотой мутаций в естественно природном генотипе и в природных условиях, с одной стороны, и в смешанном генотипе в лаборатории, с другой, не установлено. Общий темп мутаций по популяции Кутаиси на 5785 хромосомах равен 0,33 ± 0,07% (19 возникновений).

Частота мутаций в популяции Сочи исследовалась в смешанном генотипе. Среди 1324 изученных хромосом возникло 6 леталей, т. е. 0,45 ± 0,10%.

Исследование трех обширных и столь удаленных друг от друга популяций установило для них одинаковую частоту возникновения летальных мутаций во второй хромосоме. Среди 14 087 изученных хромосом возникло 56 леталей, что равно 0,39 ± 0,04%.

Что касается гетерогенности популяций по мутабильности, то многие материалы делают ее несомненной. Берг на популяции Кашира и Айвес по Флорида показали вкрапление в популяции линий, дающих высокую частоту по леталям. Айвес (1943) во Флориде на 1487 хромосом обнаружила 13 леталей (вторая хромосома), т. е. 0,88%. При этом в одной из природных линий на 350 хромосом возникло 26 леталей (7,4%), а в другой 8 мутаций среди 235 хромосом (3,4%). Вкрапление в популяции отдельных высокомутабильных линий по видимым мутациям следует из наблюдений Демерека (Demereck [16]), Роадс (1938), Тинякова [12], Мампеля (1943), Дусеевой (не опубликовано). Есть основания считать, что высокомутабильные линии не специфичны по видам мутаций, они характеризуются общим подъемом мутирования, хотя и дифференциальным по отдельным генам.

Наряду с полученными в этой работе данными по мутабильности популяций по леталям во второй хромосоме, были опубликованы и другие материалы (табл. 3).

III. Естественный мутационный процесс в природных популяциях в половой хромосоме

В предыдущей главе приведены данные по мутабильности в целых популяциях по второй хромосоме, однако первое исследование частоты мутаций в популяции в целом, а не в отдельных линиях, было проведено Е. Н. Волотовым в 1935 г. (не опубликовано) на геленджикской популя-

Таблица 3

Сводные данные по частотам спонтанного мутирования летальных генов в разных природных популяциях

Автор	Вид и хромосома	Популяция	Год	Число изученных хромосом	Число возникших леталей	Частота мутаций в %
Меллер	Drosophila melanogaster II хромосома	Лабораторная	1928	17 572	69	0,40 ± 0,00
Дубинин		Симферополь	1939	6 978	31	0,44 ± 0,08
»		Кутаиси	1939	5 785	19	0,33 ± 0,07
»		Сочи	1938	1 324	6	0,45 ± 0,10
Берг		Никитский сад	1937	628	8	1,27 ± 0,42
»		Делижан	1939	511	2	0,39 ± 0,27
»		Кашира	1940	1 016	5	0,49 ± 0,21
»		Серпухов	1940	900	5	0,43 ± 0,25
Оленов		Симферополь	1938	400	2	0,50 ± 0,30
»		Умань	1937	451	19	4,20 ± 0,94
»		»	1938	340	16	5,9 ± 1,20
»		Бобров	—	435	18	4,6 ± 1,00
Добжанский	Drosophila pseudoobscura III хромосома	Долина смерти, Калифорния	1938	13 472	40	0,26 ± 0,03
»		Мексика	1939	4 177	15	0,36 ± 0,06
»		Гватемала	1939	3 522	10	0,28 ± 0,06

ции. Волотов исследовал темп мутаций в X-хромосоме на 576 хромосомах и не обнаружил ни одного случая возникновения леталя.

Таблица 4

Частота возникновения леталей в X-хромосоме в разных природных линиях

Автор	Популяция	Год	Число изученных хромосом	Число возникших леталей	% леталей
Зуйтин	Сухуми	1937	2 039	24	1,04 ± 0,21
Дусеева	Ахалцих	1938	1 300	10	0,77 ± 0,13
Демерек	Вустер (США)	1937	1 266	8	0,63 ± 0,15
Дусеева	Владикавказ	1938	1 544	8	0,51 ± 0,18
Демерек	Формоза	1937	2 054	8	1,39 ± 0,09
Сахаров	Нальчик	1937	5 169	18	0,34 ± 0,08
Зуйтин	Владикавказ	1938	2 348	8	0,30 ± 0,11
Лобашов	Витебск	1937	402	1	0,25 ± 0,25
	Куйбышев	1937	506	1	0,19 ± 0,19
	Мерв	1937	1 424	2	0,14 ± 0,14
Маргжиковская и Сахаров	Самарканд	1941	4 416	5	0,11 ± 0,05
Тимофеев-Рессовский	На 8 линиях из разных точек земного шара	1940	68 221	—	0,14 ± 0,02; максимум 0,19
Демерек	На 12 линиях из разных точек земного шара	1937	13 612	14	0,10 ± 0,02; максимум 0,19

В табл. 4 сведены данные о частоте возникновения леталей в X-хромосоме в разных линиях из природных популяций.

Мы видим большую гетерогенность отдельных линий в отношении мутирования. В табл. 5 сведены данные о спонтанном мутировании лабораторных линий, происходящих из популяций Флорида.

Таблица 5

Частота возникновения леталей в X-хромосоме в разных лабораторных линиях флоридского происхождения

Автор	Линия	Год	Число изученных хромосом	Число возникших леталей	% леталей
Плу и Чайлд	Нормальная	1937	172	2	1,10 ± 0,80
Демерек	»	1937	2 108	23	1,09 ± 0,15
Шапиро и Волкова	—	1938	9 228	46	0,50 ± 0,07
Шапиро и Волкова	—	1938	9 228	22	0,24 ± 0,05
Сахаров	—	1941	8 457	185	0,22 ± 0,01
Оленов	—	1938	2 397	5	0,21 ± 0,08
Зуйтин	Нормальная	1938	8 614	14	0,16 ± 0,04
Берг	»	1940	1 041	1	0,09 ± 0,04
Зуйтин	—	1938	4 601	4	0,08 ± 0,04

По линиям из популяции Флорида мы видим ту же гетерогенность, с тем же размахом изменчивости, которую обнаруживают популяции из СССР. Средняя мутабильность лабораторных линий флоридского происхождения равна 0,41%, а природных линий из популяции СССР — 0,40%. По подсчетам Шапиро [14] и Берг (1939) средняя мутабильность лабораторных линий равна 0,23%. Следует отметить, что средняя мутабильность природных линий по табл. 4 (включая данные Демерека и Тимофеева-Рессовского) равна 0,22%.

Сравнение мутабильности в природных и лабораторных линиях свидетельствует в пользу того представления, что между ними нет различий. Исходные популяции состоят из различных по мутабильности линий; в наборе отдельных природных линий или в наборе лабораторных линий популяция дифференциально расщеплена. Естественно, что в лаборатории высокомутабильные линии встречаются редко, а низкомутабильные часто, отражая распространение этих линий в природных популяциях.

В табл. 6 сведены данные о мутабильности в X-хромосоме по целым популяциям.

Данные табл. 6 свидетельствуют о различии популяций по мутабиль-

Таблица 6

Частота возникновения леталей в X-хромосоме в разных популяциях СССР

Автор	Популяция	Год	Число изученных хромосом	Число возникших леталей	% леталей
Зуйтин и Павловец	Кутаиси	1937	460	6	1,34 ± 0,55
» »	Они (Грузия)	1937	378	4	1,05 ± 0,35
Оленов	Умань	1937	838	10	1,20 ± 0,38
Берг	Никитский сад	1937	1 206	10	0,83 ± 0,26
Зуйтин	Сухуми	1938	3 599	14	0,81 ± 0,21
Берг	Серпухов	1940	1 023	6	0,49 ± 0,22
	Кашира	1940	2 081	7	0,34 ± 0,13
Зуйтин	Владикавказ	1938	1 520	2	0,13 ± 0,09
Берг	Делижан	1939	712	1	0,13 ± 0,13
Волотов	Геленджик	1934	576	0	—
Постникова	Умань	1945	873	3	0,34 ± 0,19
Дубинин	Воронеж	1945	1 010	5	0,49 ± 0,20

ности. К сожалению, опыты проведены в небольших масштабах и различия между популяциями ни в одном случае не имеют статистической достоверности.

Обращает на себя внимание несоответствие между темпом мутаций во второй и в *X*-хромосоме. Процент мутаций в обеих хромосомах одинаков, в то время как вторая хромосома в 2,5 раза длиннее половой. Возможно, что это несоответствие не имеет реального значения, будучи основано на недостаточном материале. В некоторых случаях это очевидно, так для Кутаиси частота леталей по половой хромосоме определена в $1{,}34 \pm 0{,}55$ (Зуйтин и Павловец, 460 хромосом), а по второй в $0{,}33 \pm 0{,}07$ (данные настоящей работы, 5785 хромосом). К сожалению, статистически достоверные определения даны только по второй хромосоме и только в настоящей работе. По половой хромосоме таких данных нет.

IV. О различиях по мутабильности целых популяций

Данные по мутабильности целых популяций по *X*-хромосоме, как указано, свидетельствуют в пользу различия популяций; однако ни в одном случае не дано доказательства этого. По второй хромосоме среди 10 изученных популяций 7 популяций, представляющих удаленные друг от друга пункты СССР с резко различными условиями существования, оказались совершенно идентичными по мутабильности. Популяция Никитского сада имеет абсолютно бо́льшую мутабильность, однако статистически достоверной разницы нет. Две популяции — Умань и Бобров — имеют очень большую мутабильность, резко выделяющую их среди других популяций. Однако данные Е. Д. Постниковой (1945) показали, что в этом году в Умани имеет место обычная неповышенная мутабильность по половой хромосоме. Мутабильность изучалась на 100 линиях, собранных в осенней популяции Умани.

Все это показывает, что вопрос о различиях мутабильности целых популяций разработан пока очень мало.

Не представляет сомнений, что при эволюции видов происходит и эволюция свойств мутабильности всего видового генотипа. Отсюда с очевидностью следует существование этой эволюции в популяциях. Однако признание этой идеи еще далеко не означает конкретного обнаружения этого существеннейшего феномена в природе. Не исключено, что его открытие может встретить трудности. В частности у Drosophila melanogaster, в силу космополитичности этого вида и в силу недавности его расселения по территории СССР и Северной Америки, а также тесной связи с человеком, дивергенция свойств мутабильности по отдельным популяциям осуществлена сравнительно слабо.

Однако, что касается основы эволюции популяций по мутабильности, то она твердо установлена в виде сложной гетерогенности популяций по линиям,с самой различной способностью к мутированию.

Важнейшей задачей является обстоятельное установление различий целых популяций по свойствам мутабильности и доказательство того, что эти различия не случайны, а выражают собою эволюционную трансформацию популяций. Это послужило бы базой для экспериментального выяснения причин эволюции видов по свойствам мутабильности.

Обнадеживающие данные в пользу существования различий в мутабильности целых популяций приведены Р. Л. Берг [1] при суммарном учете частоты появления летальных мутаций в *X*-хромосоме и в аутосомах. Однако только дальнейшие эксперименты дадут полный ответ на этот вопрос. Они представляют исключительный интерес.

V. Мутационный процесс как адаптивный признак вида

Идея о том, что специфика мутационного процесса является адаптивным признаком вида, была сформулирована Дубининым, который

при обсуждении опытов по геленджикской популяции писал в 1936 г.: «Направление и общая скорость мутирования всех генов... представляют собою адаптивный признак вида, возникший эволюционно. Имеющаяся скорость мутационного процесса основана на определенном равновесии между отрицательным значением мутационного процесса (отягощение вида отрицательными аберрациями) и его необходимость для эволюционной пластичности, без которой он погибнет, при соревновании во времени» (Биологический журнал, т. 6, стр. 957). В статье 1937 г. Дубинин останавливался на этом вопросе более подробно. В 1938 г. появились статья Шапиро и статья Стертеванта, в которых были высказаны сходные мысли.

Признание мутационного процесса адаптивным признаком вида ведет к идее о создании внутри вида и его популяций оптимальных частот и направлений мутирования, создающих наиболее благоприятные для эволюции сочетания пластичности форм и снижения вредного действия отрицательных мутаций на жизнь популяций. Создание оптимальных частот мутирования в популяциях покоится на двух возможных направлениях в эволюции мутабильности: на затухании мутабильности, если она превышает оптимальную частоту, и на увеличении мутабильности, если она оказывается меньше оптимальной.

Исходя из того же общего представления о мутационном процессе как адаптивном признаке вида, Р. Л. Берг в ряде сообщений высказала идею о возможной зависимости между эволюцией мутабильности и генетической структурой популяций. При этом Берг полагает, что основным фактором эволюции мутабильности в популяциях является межгрупповая борьба. При наличии межгрупповой борьбы обостряется значение приспособляемости, отбор идет на наиболее изменчивые генотипы, в силу чего мутабильность популяции повышается. В случае изоляции межгрупповая борьба отсутствует, отбор направлен против вредных последствий мутаций, нарушающих приспособленность к данным определенным условиям, он идет против изменчивых генотипов; в результате популяция стабилизируется, частота мутаций уменьшается.

Берг пытается дать доказательства своей гипотезы на материале пяти популяций. Однако данные табл. 3 и 6 указывают, что пока приложение этой гипотезы встречает серьезные трудности. В табл. 3 показано, что семь популяций, резко отличных по величине, по соотношению в них действия изоляции и миграций и по всему комплексу биотических и абиотических факторов, имеют одинаковый темп мутаций. Одна из этих популяций (Кутаиси) обитает в наилучших условиях, две (Симферополь, Сочи) занимают промежуточное положение, и три представляют собою отдельные изолированные колонии, обитающие в суровых условиях, на границе ареала вида (Кашира, Серпухов, Делижан).

VI. О рецессивности леталей

Вопрос о том, проявляются ли летали в гетерозиготах, имеет первостепенное значение. Концентрация леталя в популяции определяется соотношением частот прямых и обратных мутаций и действием отбора. При полной рецессивности леталей их элиминация происходит только в гомозиготах. Картина распределения леталей, процессы элиминации и т. д. резко меняются, если летали проявляются в гетерозиготах.

Впервые вопрос о проявлении леталей в гетерозиготах в популяциях был поставлен Стертевантом [25]. Стертевант пришел к заключению, что летали целиком рецессивны. В 1938 г. Добжанский и Квэл (Quell) исследовали жизнеспособность гетерозигот по леталям у Dr. pseudoobscura и пришли к заключению, что летали имеют слабый доминантный эффект. Однако недостатком этих опытов было то, что опыт и контроль поставлены в разное время. Добжанский [17] повторил этот эксперимент. При ожидании выщепления 33,3%, жизнеспособность ге-

терозигот по двум леталям оказалась равной 33,11 ± 0,27%, а контроля 35,59 ± 0,22%. Разница 0,48 ± 0,35% — не имеет статистической достоверности. Несмотря на отрицательный результат опыта, автор, обсуждая вопрос о причинах различной концентрации леталей в популяциях Dr. pseudoobscura из разных районов Америки, считает гипотезу отбора гетерозигот, идущего по-разному в зависимости от условий обитания, не исключенной.

Мы изучали жизнеспособность леталей в гетерозиготах в опытах с леталями популяций 1938 и 1939 гг. (Кахетия, Сочи, Симферополь).

Приняв во внимание соображение Р. Л. Берг о том, что в силу предполагаемой ею эволюции доминантности можно ожидать пониженной доминантности при скрещивании мутаций с нормой из той же популяции и полной доминантности при скрещивании популяционных мутаций с лабораторной линией Флорида, мы поставили оба эти скрещивания. 148 леталей оказались рецессивными в обоих направлениях скрещиваний (табл. 7).

Та же картина рецессивности леталей при анализе суммарного материала имеет место и в данных Р. Л. Берг (1941). По 36 леталям из Каширы имеем: $l/+$ — 53,3; $+/Cy$ — 46,7%. В контроле: $+/+$ — 52; $+/Cy$ — 48%. Разница статистически нереальна $\left(\frac{Md}{md}=\frac{1.3}{0.86}=1,5\right)$. По 32 леталям Делижана в опыте: $+/l$ — 49,5; $+/Cy$ — 50,5%. В контроле: $+/+$ — 50,6%; $+/Cy$ — 49,4%. Разница также нереальна $\left(\frac{Md}{md}=\frac{1,1}{1,2}=0,9\right)$.

В 1938 и 1939 гг. появились работы Р. А. Мазинг, в которых описаны три серии опытов. При исследовании 19 леталей из разных природных популяций оказалось, что 9 леталей повышали жизнеспособность, остальные были рецессивны. Затем для 32 леталей показано, что 16 понижают жизнеспособность в гетерозиготах и 4 повышают. Для 26 леталей из популяции Никитского сада — 8 понижают жизнеспособность в гетерозиготе и 2 повышают. Приведенные выше обширные данные по Drosophila melanogaster и по Dr. pseudoobscura противоречат данным Р. А. Мазинг. Последующие исследования выясняют природу этого противоречия.

Новая, хотя и косвенная разработка вопроса об отрицательном отборе гетерозигот по леталям открылась при анализе соотношения величины рекомбинаций по леталям (частота выщепления особей гомозиготных по леталям) и величины спонтанного мутационного процесса в популяциях.

Постоянная гибель части популяции в виде особей, гомозиготных по леталям, удерживает каждую данную леталь на уровне низкой концентрации и не позволяет отягощать наследственность популяции леталями сверх допустимой границы. Однако, поскольку летали возникают в каждом поколении заново и этим перенасыщают популяцию, устанавливается динамическое равновесие, при котором в каждом поколении погибает такое же количество мутаций в силу выщепления гомозигот (d), сколько их возникает через мутации (u) в данном поколении ($u = d$).

Стертевант (см. Dobzhansky [17]; Dobzhansky and Wright [19]) предложил метод расчета рекомбинационного процесса по леталям. Добжанский [17] использовал этот метод и рассчитал количество гомозигот по леталям в популяции Геленджика по данным Дубинина и др. [4]. Расчет таков: в 1933 г. в популяции Геленджика найдено 8% леталей (70 леталей на 877 исследованных хромосом). При анализе 51 летали на аллеломорфизм получено следующее: 22 летали встречены в единичном числе, 5 по два раза, 1 три раза и 3 пять раз. Исходя из общей концентрации леталей (8%), очевидно, что вероятность встречи двух леталей в одной зиготе в популяции равна 0,64% ($0,08^2$). Чтобы узнать, какое количество среди них является встречей двух идентичных леталей,

Таблица 7

Изучение жизнеспособности 143 леталей в гетерозиготах при скрещивании леталей из популяций Кахетия, Сочи, Симферополь с нормой из тех же популяций и с лабораторной линией Флорида

Популяция и год	Количество изученных леталей	Скрещивание	Общее число изученных потомков	Среднее на одну леталь	Особей $l/+$	Особей $Cy/+$	Особей $l/+$ ожидаемых при пересчете на контроль	То же для $Cy/\pm$	Величина достоверности различий в средней ошибке	Количество случаев, где были отклонения	Из них повторилось в следующих поколениях
Кахетия, 1938	33	$Cy/l \times \frac{+\text{Кахетия}}{+\text{Кахетия}}$	27 173	822	13 787 ±30,3	13 386 ±30,3	13 858 51%	13 315 49%	72/30 = 2,06	5	0
		$Cy/l \times \frac{+\text{Флорида}}{+\text{Флорида}}$	12 572	898	6 358 ±56	6 214 ±56	6 425 51%	6 146 49%	68/56 = 1,23	3	0
Контроль	—	$\frac{Cy}{+\text{Кахетия}} \times \frac{+\text{Кахетия}}{+\text{Кахетия}}$	4 121	—	2 054 51%	1 917 49%	— —	— —	—	4	0
Сочи, 1939	70	$Cy/l \times \frac{+\text{Сочи}}{+\text{Сочи}}$	31 595	528	16 514 ±88	15 081 ±88	16 748 53%	14 878 42%	234/88 = 2,85	12	0
Контроль	—	$Cy/l \times \frac{+\text{Флорида}}{+\text{Флорида}}$	4 258	—	2 257 53%	2 001 47%	— —	— —	--	2	0
Симферополь	55	—	26 777	Все летали рецессивны			—	—	—	—	—

необходимо привлечь данные по эксперименту на идентичность. Была изучена 51 леталь, для чего поставлено 1275 скрещиваний ($\frac{51^2-51}{2}$), среди которых 38 оказались идентичными (5 по 2 = 5; 1 по 3 = 3; 10 × 3 = 30, всего 38, или 2,98%). Отсюда пропорция гомозигот по леталям в популяции равна 0,019% (0,0064 × 0,0298). Для 1934 г. тот же коэффициент рекомбинации равен 0,032%.

Как показано в табл. 3, наиболее обычный темп мутаций во второй хромосоме 0,40—0,50%; отсюда следует, что частота мутаций в 15—20 раз больше гибели леталей за поколение. Стертевант впервые обратил внимание на это существенное обстоятельство.

О. Райт (см. Dobzhanscky [17]) указал, что причиной этого несоответствия может являться отбор против гетерозигот по леталям, в силу чего многие летали, не доходя до гомозиготности, элиминируются из популяции в гетерозиготах.

Обнаруженное несоответствие оказалось характерным для всех изученных до сих пор популяций.

Добжанский и Райт [19] показали, что у Dr. pseudoobscura по третьей хромосоме в популяции Долины смерти (Калифорния) концентрация леталей равна 12,59%. Выщепление гомозигот равно 0,073%. Темп мутаций 0,297%. Отсюда частота мутаций в 4,1 раза больше гибели леталей в гомозиготах. Анализируя это несоответствие, авторы приходят к выводу, что его причиной может быть или частичный инбридинг в популяции, в силу которого популяция очищается от леталей (F), или отбор против гетерозиготных леталей (s). Установить, какой из факторов реален и, в случае реальности обоих, выяснить удельный вес каждого, не представляется возможным. Авторы рассчитали, что несоответствие выражается коэффициентом 0,013% гибели леталей за поколение, идущей помимо их гибели за счет гомозигот ($s + F = 0{,}013\%$).

Этот расчет показал всю трудность экспериментального анализа проявления леталей в гетерозиготном состоянии, так как эффект селекции, вызывающий разобранное выше несоответствие, исключительно мал. Мы приводили по Добжанскому, что контроль дал 33,59 ± 0,22%, а опыт 33,11 ± 0,27%. Опыт достаточно велик, ибо изучено 124 комбинации по двум летальным хромосомам, контроль изучен на 185 комбинациях. Разница опыта и контроля, равная 0,48%, статистически не достоверна и при этом искомое различие гораздо меньше этой недостоверной разницы — оно равно 0,13%.

В работе 1942 г. Райт, Добжанский, Хованитц вновь исследовали этот вопрос, привлекши более обширный материал. Общий коэффициент ($s + F$), обусловливающий несоответствие темпа мутаций и рекомбинаций, наиболее мал для Мексики и Гватемалы (0,0074), в Сан-Ясинто он равен 0,0201 и в Долине смерти — 0,0163. Этот коэффициент зависит от концентрации леталей в популяции. Говоря о роли инбридинга, авторы указывают, что для отдельной типичной популяции («станции») из Сан-Ясинто коэффициент несоответствия, равный 0,0177, может быть обусловлен скрещиванием братьев и сестер в 7% от общих скрещиваний в популяции. Этот инбридинг может происходить в моменты уменьшения численности популяции. Для южных районов, где размножение идет круглый год, это объяснение менее приложимо, и здесь, по мнению авторов, более существенна роль отбора по гетерозиготам.

Однако конечный вывод авторов состоит опять в признании невозможности отделить эффект инбридинга от эффекта селекции против гетерозигот и установить реальность того или иного фактора.

Р. Л. Берг [2] на основании своих данных о несоответствии темпа мутаций и перехода леталей в гомозиготное состояние приходит к категорическому утверждению, что элиминация леталей в гетерозиготном состоянии во много раз (в десятки) превосходит их элиминацию в гомо-

зиготах. Берг полагает, что ей удалось доказать, это положение тем, что она установила наличие несоответствия в ноябре, когда популяция начала заметно уменьшаться в численности и степень изолированности отдельных очагов размножения (микропопуляций) возрастала. В популяции Никитского сада темп мутаций, равный 1,27 ± 0,42%, в 36,1 раза превосходит количество выщепляющихся гомозигот (0,035%).

Однако опыт Берг допускает замечание. Изменения в частоте рекомбинации по леталям следует ожидать не в момент наступающего осеннего сокращения популяции, когда популяция прекращает размножение. Резкое увеличение количества гомозигот по леталям имеет место, когда популяция после сокращения своей численности приступает к размножению.

Мы обсудили вопрос о леталях, понижающих жизнеспособность в гетерозиготах. Р. Л. Берг (1940) полагает, что в популяциях Drosophila melanogaster распространены летали, повышающие жизнеспособность в гетерозиготном состоянии. Однако такие летали должны были бы присутствовать в популяциях в высоких концентрациях, чего на самом деле нет. Пока можно согласиться с Райтом, Добжанским и Хованитцем, которые, обсуждая вопрос о возможности повышения жизнеспособности леталей в гетерозиготах, говорят, что практически, при анализе полученных материалов по популяциям, «эта возможность может быть игнорирована» (стр. 388).

Заключая обзор данных по вопросу о проявлении леталей в гетерозиготах в популяциях, приходится признать, что вопрос остается все же открытым. Прямой экспериментальный анализ вопроса исключительно труден, так как предполагаемый коэффициент селекции против гетерозигот очень мал. Косвенный анализ по несоответствию темпа мутаций и рекомбинаций по леталям пока также не дал ответа, так как не проведен анализ, позволивший бы расчленить сложные процессы изменений в генетической структуре популяций, отражением которых являются процессы рекомбинаций.

VII. Заключение

Устойчивость, дискретность таксономических категорий имеет строго наследственный характер. Происхождение видов и других таксономических единиц берет свое начало в наследственной изменчивости популяций. Источником последней является процесс мутирования, слагающийся из мутаций генов и изменений в структуре хромосом.

Происхождение видов с точки зрения внутренних процессов является результатом сложнейшей перестройки наследственных систем. Однако процесс мутирования, по выражению Фишера, является штормом враждебных мутаций. Естественный отбор определяет участие тех или других мутаций в эволюции, он формирует наследственные системы рас, подвидов и видов. Факторы, влияющие на осуществление естественного отбора, мы можем разбить на группу внешних и группу внутренних факторов видообразования. Группу внешних факторов, связанных с особенностями той среды, которая определяет данное направление эволюции, можно охарактеризовать как «экологию видообразования». Группа внутренних факторов связана с характером протекания мутационного процесса, с особенностями эволюции генотипической среды, определяющей проявление, выражение и взаимодействие генов, и с условиями, которые, влияя на тип скрещивания, определяют характер распределения изменчивости в популяциях. К последним относятся миграции и изоляция, способы образования пар у животных, явления половой изоляции и т. д.

Различия изменчивости у разных групп животных и растений являются установленным таксономическим фактом. В некоторых родах животных имеются сотни видов с многочисленными подвидами. Крайними

примерами являются комплексные виды галловых ос (Kinsey [22]), как, например, Cynips dugesi, и некоторые наземные моллюски, как, например, вид Achatinella mustinelta на Гавайских островах, который на площади около 20 × 5 миль имеет 26 подвидов и около 60 отчетливых микрогеографических рас (Welch [27]).

С другой стороны, в ряде родов мы встречаем только один или два вида, без сколько-нибудь заметной индивидуальной или географической изменчивости, которые при этом показывают признаки эволюционной депрессии. Известным примером является род Lingula, который без заметных изменений живет с палеозоя, т. е. около 475 миллионов лет.

Скорости видообразования также кардинально различаются у разных форм. Ныне известен ряд примеров исключительно быстрых эволюционных процессов. Примером этого могут служить индустриальные хромосомно-экологические расы Drosophila funebris (Дубинин и Тиняков [6]), которые образовались в течение двух-трех десятилетий. Быстрая эволюция была установлена для случая распространения индустриального меланизма у бабочек и для появления рас у щитовок, резистентных против окуривания. Моро (Moreau [24]) при анализе рас птиц, обитающих на черных аллювиальных почвах в дельте Нила, показал, что они возникли за время в 500 лет. По Кремеру и Мертенсу (Kramer, Mertens [23]), подвид ящерицы Lacerta sicula имеет возраст не более 9000 лет. Новые подвиды в Голарктике имеют возраст между 5000 и 15 000 лет.

Преобразования морских форм являются крайним примером медленной эволюции. Так, например, связь между Атлантическим и Тихим океанами была прервана около двух или трех миллионов лет тому назад, и при этом некоторые виды рыб и ракообразных остались к настоящему времени теми же самыми по обеим сторонам Панамского перешейка (Finnegan [21]).

Однако наряду с примерами, где связь между скоростью эволюции и средой очевидна, имеются примеры значительных различий между формами, обитающими в сходных условиях.

Среди наземных моллюсков рода Partula на островах Товарищества имеются виды, распадающиеся на многочисленные расы на каждом острове, и виды без заметной изменчивости на протяжении всего архипелага (Crampton [15]).

Очевидно, что разобраться в причинах всей специфики процессов видообразования окажется возможным только на основе анализа фактической роли каждого из факторов, определяющих этот процесс. Этот анализ потребует огромного экспериментального труда, однако только на его основе может быть получено полное и точное знание причин и условий происхождения видов. Эксперименты, проведенные в настоящей работе, касаются частичного выяснения роли процесса мутирования и роли проявления генов в гетерозиготах.

Вопрос о темпе и о характере мутирования в разных видах и по отдельным популяциям внутри вида имеет огромное значение для понимания процессов эволюции. Раньше уже указывалось, что темп мутирования является адаптивным признаком вида, поскольку мутации, с одной стороны, в массе вредны, а с другой — без процесса мутаций нет изменчивости и эволюции. Имеются указания, что частота мутирования должна быть балансирована против продолжительности жизни в том смысле, что хромосомы длительно живущих видов должны были бы быть переполнены леталями, если в них частота мутирования такова же, как и у видов с быстрой сменой поколений (Добжанский [20]).

В результате организмы с более быстрой сменой поколений имеют возможность в большей степени использовать в эволюции материал мутаций. Поэтому травы обладают бо́льшим разнообразием, чем деревья, насекомые бо́льшим разнообразием, чем рыбы и млекопитающие.

У разных видов частота мутирования может иметь разный характер. Важнейший вопрос касается того, дифференцирована ли способность мутирования по отдельным популяциям вида, т. е. влияет ли темп мутирования на различия в изменчивости и эволюции разных популяций. Основные эксперименты данной работы были посвящены именно этому вопросу. Установлены факты разной способности к мутированию у отдельных линий из популяций. Это показывает гетерогенность популяций по этому существеннейшему признаку и, стало быть, принципиальную возможность дивергенции популяций по мутабильности. Однако, несмотря на это, все изученные нами популяции реально имеют единообразный темп мутаций.

Другой вопрос, который был подвергнут экспериментальному анализу в настоящей работе, касался появления летальных мутаций в гетерозиготах. Деятельность отбора в природе на всю массу мутаций, накопляемых в популяциях, в огромной степени зависит от того, проявляются ли они в гетерозиготе. Скорости процессов видообразования и эволюции отдельных популяций стоят в прямой связи с формами влияния отбора на генное содержание популяций. Мною исследована группа летальных мутаций, которые распространены в популяциях всех видов животных и растений. Полученные данные в основном свидетельствуют о рецессивности леталей в природе. Это показывает, что фаза рецессивности имеет определенное значение в эволюции популяций и с ней необходимо считаться.

Как указано выше, экспериментальное изучение фактических влияний разных эволюционных факторов, определяющих протекание процесса эволюции, является исключительно сложной и трудоемкой задачей. Однако на данном этапе развития эволюционной теории эта работа совершенно необходима, и мы не сомневаемся, что основные проблемы таксономии и эволюционной теории получат новое развитие на базе данных экспериментального исследования эволюции популяций в природе.

VIII. Резюме

1. На 14 087 вторых хромосомах Drosophila melanogaster из популяций Кутаиси, Симферополя и Сочи изучен темп естественного мутирования по леталям. Всего возникло 56 леталей. Темп мутаций: Кутаиси 0,33 ± 0,07%, Симферополя — 0,44 ± 0,08%, Сочи — 0,45 ± 0,1%. Частота мутаций исследовалась как в условиях природного обитания и при целостности природного генотипа, так и в лаборатории в Москве, в генотипе после скрещивания с лабораторной линией. Темп мутирования был одинаков. Анализ 20 разных линий из популяций показал наличие тенденции к разным частотам мутирования по отдельным линиям (от 0,1 ± 0,1% до 2,02 ± 0,58%).

2. Можно считать установленным, что популяции, обитающие в резко различных условиях среды, отличающиеся по величине размножающейся части популяции и по соотношению степени изоляции и миграций, могут иметь одинаковый темп мутаций (по второй хромосоме — Флорида, Симферополь, Кутаиси, Сочи, Делижан, Кашира, Серпухов — на 35 114 хромосом получено 147 леталей, т. е. 0,42 ± 0,03%). Поскольку мутационный процесс является адаптивным признаком вида (Дубинин [4], Шапиро [14], Стертевант [26]) и его частота стремится к оптимальной для каждой из популяций, встает проблема о факторах, которые регулируют мутабильность. Для экспериментального решения этого вопроса необходимы поиски популяций с устойчивыми, эволюционно выработанными различиями в темпе мутаций.

3. Исследовались 148 летальных мутаций, выделенных из популяций Кахетии, Сочи, Симферополя на проявление в гетерозиготном состоянии. Изучалась сравнительная жизнеспособность гетерозигот по леталю

и по нормальной хромосоме в скрещиваниях с линией из той же популяции и с лабораторной линией (Флорида). Расщепление проведено на 106 436 особях. Все 148 леталей оказались рецессивными.

Литература

1. Берг Р. Л., ДАН СССР, 36, 1942.— 2. Берг Р. Л., Изв. АН СССР, 4, 1943.—3. Дубинин Н. П. и др., Биологический журнал, 3, ч. I и II, 1934.— 4. Дубинин и др., Биологический журнал, 5, 1936.— 5. Дубинин, Фронт науки и техники, 8—9, 1937.— 6. Дубинин и Тиняков, ДАН СССР, 1946.— 7. Зуйтин, ДАН СССР, 21, 1938.— 8. Зуйтин и Павловец, ДАН СССР, 29, 1940.— 9. Зуйтин, ДАН СССР, 29, 1940.— 10. Зуйтин, ДАН СССР, 30, 1941.— 11. Мазинг, ДАН СССР, 25, 1939.— 12. Тиняков, ДАН СССР, 22, 1939.— 13. Шапиро, Зоологический журнал, 17, № 4, 1938.— 14. Шапиро и Волкова, Биологический журнал, 7, 1938.— 15. Crampton, Publ. Carneg. Inst., No. 410, 1932.— 16. Demereck, Genetics, 22, 1937.— 17. Dobzhanscky, Biol. Rev., 14, 1939.— 18. Dobzhanscky and Quell, Genetics, 23, 1938.— 19. Dobzhanscky and Wright, Genetics, 26, 1941.— 20. Dobzhanscky, Genetics and Origin of Species, New York, 1937.— 21. Finnegan, S. Linn. Soc. London, Zool., 37, 1931.— 22. Kinsey, Indiana Univ. Publ. Sci., Ser., No. 4, 1936.— 23. Kramer und Mertens, Arch. Naturg., N. F., 7, 1938.— 24. Moreau, Ibis (12), 6, 1930.— 25. Sturtevant, Biol. Rev., 73, 1937.— 26. Sturtevant, Quart. Rev., 12, 1938.— 27. Welch, D'Alte, Oahn Bernice P. Bishop Mus., Bull. 152, 1938.— 28. Wright, Dobzhanscky, Hovanitz, Genetics, 27, 1942.

MUTABILITY AND MANIFESTATION OF LETHALS IN POPULATIONS

N. P. DUBININ

Institute of Cytobiology of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

1. The rate of natural mutation was studied on the ground of lethals arising in the second chromosome of Drosophila melanogaster in 14,087 individuals from populations collected in Kutaisi, Simpheropol and Sochi. The total number of lethals was 56. The rates of mutation were: for Kutaisi — 0.33±0.07 p. c., for Simpheropol — 0.44±0.08 p. c., for Sochi — 0.45±0.1 p. c. The frequency of mutations was investigated both under the conditions of the natural habitat and the entirety of the natural genotype, and under those of the laboratory in Moscow in the genotype obtained by cross-breeding with the laboratory line. The rate of mutation was identical. The analysis of 20 different lines from these populations showed the existence of a trend towards differing frequencies of mutation in individual lines (from 0.1±0.1 p. c. to 2.02±0.58 p. c.).

2. It may be considered as established that populations living in sharply differing surroundings, differing in the volume of the multiplying part of the population and in the relation of the degree of isolation and migrations, may show an identical rate of mutation (in the second chromosome — in Florida, Simpheropol, Kutaisi, Sochi, Delijan, Kashira, Serpukhov — out of 35,114 chromosomes 147 lethals were obtained, i. e. 0.42±0.03 p. c.). Since the mutational process is an adaptive character of the species (Dubinin, 1936; Shapiro, 1938; Sturtevant, 1938) and its frequency tends towards an optimal value for every individual population the question arises as to the factors, regulating mutability. For an experimental solution of this problem it is necessary to find populations showing stable differences in their rates of mutation worked out in the course of evolution.

3. 148 lethal mutations, isolated from populations collected in Kachetia, Sochi, Simpheropol were studied in respect of their manifestation in the heterozigotic condition. The relative viability of the heterozigotes in the lethal and in the line possessing a normal chromosome was studied in cross-breedings with a line from the same population and with the laboratory line (Florida). Scission was conducted on 106,436 individuals. All the 148 lethals proved recessive.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ДАННЫЕ О ПРОНИКНОВЕНИИ ЖГУТИКОВЫХ ПРОСТЕЙШИХ (TRICHOMONAS) В ТКАНИ ХОЗЯИНА

А. А. АВАКЯН

Из паразитологического отдела Академии медицинских наук (зав. отделом — засл. деятель науки, генерал-лейтенант м/с, акад. Е. Н. Павловский)

В настоящее время большинство паразитологов и практических врачей считает Trichomonas hominis безвредным комменсалом кишечника человека. Этот взгляд основан на том, что пока нет достаточно убедительных данных, указывающих на патогенность трихомонас. Нахождение их в жидком стуле не говорит еще за их этиологическую роль в кишечных заболеваниях человека. Трихомонас, живя в кишечнике человека, питается бактериями, грибками и остатками пищи хозяина.

В паразитологической литературе известен единственный случай обнаружения Trichomonas hominis в толще слизистой оболочки кишечника человека. Этот случай описан Венионом (Wenyon, 1926), причем последний оставил открытым вопрос, когда трихомонас смогли проникнуть в ткани хозяина — при жизни его или после смерти.

Трихомонас также был обнаружен в одном случае в крови человека (Пентимали). Эритрофагия у трихомонас наблюдалась многими исследователями как в организме хозяина, так и в культурах [Кофоид и Свизи (Kofoid u. Swezy, 1923), Хегнер (Hegner [4]), Симич (Simic [8])]. Гнездилов [2] на большом обследованном материале показал, что фагоцитоз эритроцитов у трихомонас не является редким, случайным явлением. На 3500 обследованных кишечных больных трихомонас в состоянии эритрофагии были обнаружены в 28 случаях. Эритрофагию другого вида жгутиковых кишечника человека — Chilomastix mesnili — наблюдали Г. В. Эпштейн и А. А. Авакян (1934).

Брумпт (Brumpt, 1926) первый провел экспериментальное изучение трихомонас на кошках, но на основании полученных данных не нашел возможным сделать определенный вывод о патогенности трихомонас.

Хегнер и Эскридж (Eskridge [5]) не обнаружили у спонтанно зараженных трихомонадами котят никаких клинических симптомов или патологоанатомических изменений.

Диаррея у подопытных котят наблюдается нередко и обычно связана с кокцидиозом или бактериальными инфекциями.

Однако Кессель (Kessel, 1928) сообщает об энтероколите у спонтанно зараженных трихомонас котят. На вскрытии были обнаружены воспаление и некроз слизистой оболочки толстой кишки, в некротических участках и между клетками слизистой оболочки были обнаружены паразиты. Аналогичный случай наблюдал и Симич [8].

В 1940 и 1941 гг. мы провели серию работ по экспериментальному изучению кишечных простейших на котятах. Котята предварительно обследовались протозоологически и бактериологически.

11 котят из обследованных 352 оказались зараженными Trichomonas felis (3,3%) и 1 котенок — Giardia felis (0,3%). Значительно чаще

встречались кокцидии. При совместном пребывании в одной клетке со спонтанно зараженными котятами Trichomonas felis инвазировались еще три свежих котенка.

Мы, так же как и Спектор (Spector [9]), убедились в том, что гемолитический стрептококк в экспериментальных условиях повышает вирулентность амеб в два и три раза. В связи с этими данными двум спонтанно зараженным Trichomonas felis котятам мы ввели per anum суточную культуру гемолитического стрептококка (1 см³ из бульонной среды, разведенной в 3 см³ физиологического раствора). Через 24 часа после введения стрептококка появился понос со слизью без примеси крови. На второй день понос усилился, жгутиковые продолжали выделяться. Котята заметно похудели. На третий день одного из них застали в агонии. Котенок был убит и вскрыт. Были взяты кусочки из внутренних органов для гистологического изучения и мазки из содержимого толстой кишки.

В мазках faeces, окрашенных железным гематоксином, были обнаружены в большом количестве Trichomonas felis, много эпителиальных клеток и лейкоцитов и в меньшем количестве эритроциты. Толстая кишка была гиперемирована и имелись мелкие язвочки. Гистопатологически обнаружена картина гнойно-некротического колита. Местами слизистая оболочка некротизирована и ткань сплошь пропитана нейтрофильными лейкоцитами. На значительном протяжении слизистая оболочка резко инфильтрирована нейтрофильными лейкоцитами, в криптах видны дегенерирующие эпителиальные клетки. Подслизистый слой значительно утолщен за счет резкой инфильтрации разнообразными клеточными элементами (гистиоциты, лимфоциты и нейтрофильные лейкоциты). Местами на этом фоне видны очаги распада клеточных инфильтратов, в зоне распада скапливаются в большом количестве нейтрофилы (образование абсцессов). Трихомонас обнаружены в просвете желез толстой кишки, в некротических участках, а также между неизмененными клетками слизистой оболочки (рис. 1).

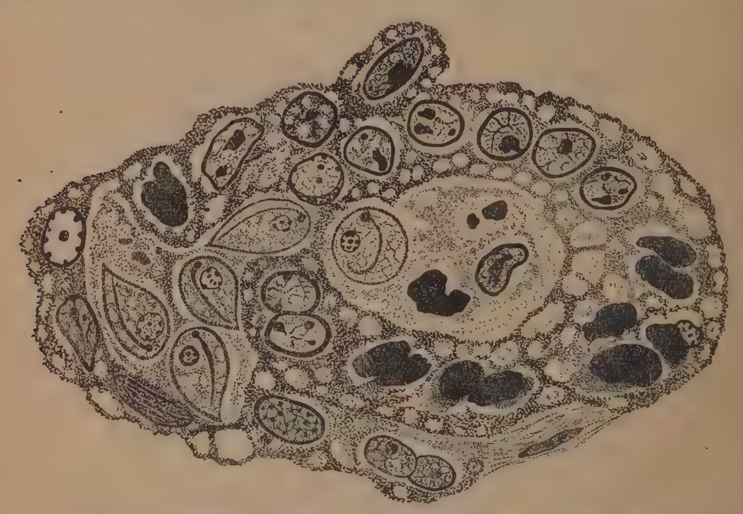
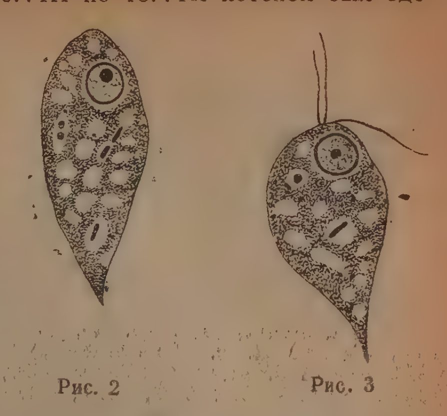


Рис. 1. Инвазия Trichomonas felis в толщу слизистой кишечника котенка

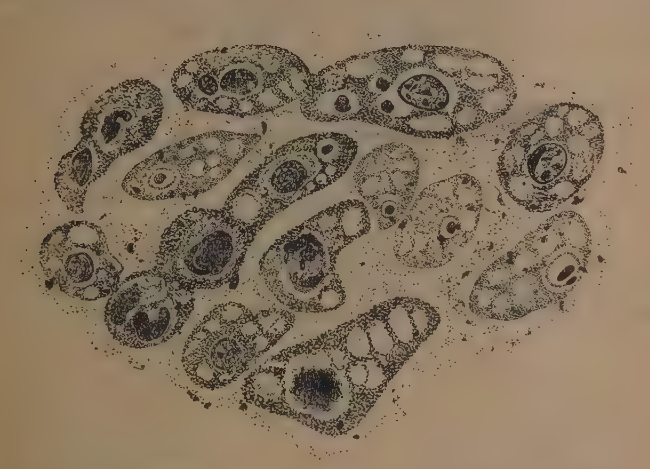
Второй котенок пал ночью, на чертвертый день после заражения. На вскрытии также было обнаружено изъязвление толстой кишки. Гистологически было обнаружено проникновение Trichomonas felis в толщу слизистой оболочки.

Третьему, свободному от жгутиковых, котенку № 183 10.VIII.1940

per anum был введен гемолитический стрептококк (1 см³), и через 5 минут после заражения стрептококком была введена, также per anum, культура дизентерийной амебы. С 10.VIII по 15.VIII котенок был здоров и заражение амебами не было установленовлено. 16. VIII у котенка появился понос; амебы не были обнаружены, но присутствовали жгутиковые. Форма тела грушевидная, передний конец широкий, задний — суживается. Ядро пузыревидное с хорошо окрашенной гематоксилином кариозомой. Протоплазма вакуолизирована, в вакуолях — бактерии. Цитостом различается с трудом. Жгута в нем нам не удалось увидеть. От переднего конца отходят три жгута. Величина тела 12—18 × 7—10 (рис. 2 и 3).


Рис. 2 Рис. 3

19. VIII котенок пал. На вскрытии были обнаружены некроз и изъязвление слизистой оболочки толстой кишки. В некротических участках гистологически обнаружено много жгутиковых (рис. 4).


Рис. 4. Инвазия жгутиковых sp.? в толщу слизистой кишечника котенка

Данная форма жгутиковых у котят описывается впервые, но мы не склонны считать их новым видом кишечного паразита кошек. На основании морфологии паразита, а также условий, при которых заразился этот котенок (котенок находился в виварииуме, где содержались и другие лабораторные животные — морские свинки и кролики), мы допускаем возможность передачи инвазии от морских свинок котятам — Chilomastix caviae Alexeieff (1914) Sin. или Chilomastix intestinalis Kuczynski (1941).

У котят, спонтанно зараженных Trichomonas felis и не инфицированных гемолитическим стрептококком, проникновение трихомонас в ткани не было установлено. Четырем нормальным контрольным котятам был введен только гемолитический стрептококк. Все они погибли в сроки от третьего до шестого дня после заражения, при явлениях энтероколита и сепсиса. На вскрытии были обнаружены гиперемия и изъязвление кишки; поэтому гистопатологические изменения в первых

трех случаях мы относим также за счет действия гемолитического стрептококка, который нарушил целостность и барьерную функцию стенки толстой кишки и создал условия для проникновения жгутиковых в ткани хозяина как при жизни, так и, возможно, после смерти его.

Проникновение кишечных жгутиковых, в частности трихомонас, в ткани хозяина при жизни его представляется редким явлением. Все до сих пор опубликованные случаи относятся к спонтанному проникновению их в ткани после смерти хозяина. Настоящее сообщение является первым по экспериментальной инвазии кишечных жгутиковых (трихомонас) в ткани хозяина при его жизни.

Литература

1. Авакян А. А., Сборник докладов Московского клинического ин-та инфекционных болезней, 1940.— 2. Гнездилов В. Г., Тр. Военно-мед. Академии им. С. М. Кирова, т. 25, 1941.— 3. Гнездилов В. Г., Зоологический журнал, т. XXIII, вып. 1, 1944.— 4. Hegner R., Journ. Amer. Med. Ass., 90, 1928.— 5. Hegner R. u. Eskridge, Amer. Journ. of Hyg., vol. 22, No. 2, 1935.— 6. Kessel J. F., Journ. Parasitology, vol. VII, 1925.— 7. Lynch M. D., Amer. Journ. Trop. Med., vol. 12, No. 3, 1932.— 8. Simic T., Trop. Dis. Bull., vol. 29, No. 12, 1932.— 9. Spector B. C., Amer. Journ. of Hyg., vol. 22, 1935.— 10. Wenyon C. M., Protozoology, 1926.— 11. Эпштейн Г. В., Паразитические амебы, Медгиз, М.-Л., 1941.

DATA REGARDING THE PENETRATION OF THE FLAGELLATED PROTOZOA (TRICHOMONAS) INTO THE TISSUES OF THE HOST

A. A. AVAKIAN

Department of Parasitology of the Academy of Medicine
(Chief of Department — General-Lieutenant E. N. Pavlovsky, Member of the Academy of Sciences)

Summary

Young cats with spontaneous Trichomonas felis infection were subjected to infection with hemolytic streptococci. Histologic investigation revealed that the flagellates had penetrated into the mucous membrane of the intestine.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ИНТРОДУКЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЛИНИЙ BALANTIDIUM COLI ИЗ ЧЕЛОВЕКА И СВИНЬИ В КИШЕЧНИК НОВОГО ХОЗЯИНА (КРЫСЫ)

Е. М. ХЕЙСИН и Э. М. ПИК-ЛЕВОНТИН

Кафедра зоологии Ленинградского педагогического института им. Герцена

Balantidium coli представляет собой полиморфный вид (Хейсин и Пик [10]), состоящий из двух рас и целого ряда биотипов, между которыми существует явное генотипическое различие. Расы различаются морфологическими признаками и соответствуют типам coli и suis, по терминологии Хегнера (Hegner [5]). Обе расы обитают в кишечнике свиньи, причем раса suis представлена разнообразными биотипами, тогда как раса coli в этих условиях более однородна. В кишечнике человека, шимпанзе и других обезьян паразитирует только раса coli. В крысах, спонтанно зараженных Balantidium, обнаружена также только раса coli.

Серые крысы обычно заражены в незначительном проценте, причем инвазия наблюдается лишь у тех крыс, которые имеют соприкосновение с домашними свиньями. В частности, Нагахана (Nagahana [6]) обнаружил зараженных крыс на бойне, Авакян [1] в зоосаду и Нёллер (Nöller [8]) в свинарниках.

Крысы оказались удачными объектами для экспериментального заражения их Balantidium. Шумекер (Schumaker [11]), Эндрюс (Andrews [2]), Обиц (Obitz [9]), Нагахана [6], Нельсон (Nelson [7]), Эчли (Atschley [3]), Габальдон (Gabaldon [4]) заражали крыс с целью выяснить различные стороны взаимоотношений хозяина и паразита. Исходный материал для заражения добывался от шимпанзе, человека, морской свинки, Macacus rhesus и от свиней. Во многих случаях крысы заражались и длительно сохраняли в себе инфузорий. Лишь заражение материалом из Macacus rhesus не дало положительного результата. Нельсон отмечает, что инфузории из шимпанзе, введенные в крысу, не изменились морфологически, и жизненный цикл их протекал почти нормально (выпадало инцистирование). Эчли удачно заразил крыс «чистой линией» Balantidium coli. Наблюдений над изменчивостью различных линий, принадлежавших к расам suis и coli, однако, проведено не было.

Нас интересовал вопрос, как будут себя вести в новых условиях обитания, т. е. в кишечнике крысы, линии Balantidium типа suis и типа coli. Во-первых, одинаково ли будут приживаться различные линии в кишечнике крысы; во-вторых, будет ли сохраняться различие между линиями coli и suis в новых экологических условиях; в-третьих, одинакова ли будет изменчивость разных линий, введенных в кишечник крысы, в сравнении с исходным состоянием каждой линии. Произведенные наблюдения позволили до некоторой степени разрешить поставленные выше вопросы.

Материал и методика

Для экспериментального заражения были использованы белые крысы в возрасте от двух до четырех месяцев, выведенные в питомнике Института им. Пастера. Предварительно несколько десятков белых крыс подверглось тщательному исследованию на зараженность Balantidium, но ни разу инфузории обнаружены не были (контакта со свиньями не было).

К моменту заражения крысы имели вес 200—300 г. Крысы содержались в отдельных клетках и получали как до, так и после заражения диету, богатую угле-

водами (около 85% углеводов), что, согласно работам Шумекера (1932), способствует лучшему заражению инфузориями.

Заражение per os не дало удовлетворительных результатов, вследствие чего была применена методика заражения into coecum путем лапоротомии. Хлороформированные крысы оперировались, слепая кишка извлекалась из брюшной полости и в нее пастеровской пипеткой вводилось до 2 см³ культуры Balantidium. Оперированные крысы выживали до года без каких бы то ни было патологических изменений.

Материалом для заражения служили культуры Balantidium, полученные путем размножения одной инфузории, т. е. клоны. Ввиду того, что в клонах наблюдалась коньюгация, мы лучше будем называть потомство от одной инфузории Balantidium — линией.

Всего было заражено 102 крысы, 74 из них заражены инфузориями из свиньи. 70 крыс заражено линиями (а также штаммами №№ 18, 17, 15) типа suis (линии №№ 2a, 3, 3, 12, 16, 29, 52) и 4 крысы линиями типа coli из свиньи (линия № 50). 28 крыс было заражено линиями типа coli из человека (линии C_2 M_2 и B_{60}).

Кроме того производились пассажи инфузорий из крысы в крысу. 14 крыс было заражено инфузориями типа coli и suis, предварительно прижившимися в кишечнике крыс. При этом 5 крыс было удачно перезаражено, и в одном случае удалось даже трижды пассировать линию.

Для установления зараженности крыс применялся копрологический метод исследования всех испражнений, выделенных крысами, так как выбрасывание трофозоитов из слепой кишки в faeces происходит нерегулярно и порой некоторые порции faeces совершенно не содержат инфузорий, тогда как в других порциях их бывает множество.

Для более точного установления зараженности крыс мы пользовались методом выдавливания порций кала и исследования второй или третьей порций, где обычно инфузорий бывает больше, чем в первой порции. В тех случаях, когда у крыс бывали явления поноса, обнаружение инфузорий не представляло больших затруднений. Были случаи, когда исследование faeces в течение 70 дней после заражения давало отрицательный результат и только при аутопсии в слепой кишке обнаруживались инфузории (крыса № 40, зараженная линией C_2). С другой стороны, в крысе № 18 ежедневно можно было обнаружить подвижных инфузорий в полужидком faeces. Так или иначе, все отрицательные случаи заражения проверялись на аутопсии после 10—15-дневного отсутствия инфузорий в faeces.

Для измерений инфузории фиксировались 10% формалином и окрашивались квасцовым кармином. Измерения производились окуляр-микрометром, одно деление которого было равно 1,33 μ. Из каждой крысы измерялось не менее 100 трофозоитов и такое же количество конъюгирующих пар.

Результаты исследования

Опыты с заражением крыс инфузориями Balantidium coli показали, что из 28 крыс, которым были интродуцированы инфузории типа coli из кишечника человека, заразилось 14 крыс (50%), причем инвазия в некоторых крысах длилась до 73 дней, после чего крысы были аутопсированы. В других крысах инвазия продолжалась от 20 до 60 дней, так что мы вправе говорить не о переживании инфузорий в кишечнике крысы, а об адаптации к новым условиям существования.

50% зараженных крыс было вскрыто на 10-й день после интродукции. В кишечниках вскрытых крыс были найдены трофозоиты, делящиеся формы, преконьюганты, конъюгирующие парочки и эксконьюганты. Цист обнаружено не было. Таким образом, в кишечнике крысы инфузории Balantidium coli из человека вполне могут длительно существовать, интенсивно размножаясь.

Какой-либо разницы в степени зараженности крыс различными линиями (C_2, M_2, B_{60}) нам подметить не удалось.

Из кишечника свиньи была изолирована линия Balantidium типа coli (№ 50), которая после некоторого периода культивирования была интродуцирована в четыре крысы; две из них (50%) заразились, и инвазия продолжалась до 30 дней, после чего одна крыса очистилась от инфузорий, а другая была вскрыта, и в слепой кишке у нее были найдены различные стадии жизненного цикла инфузории. Цисты обнаружены не были.

Из 70 крыс, получивших инвазионный материал в виде культуры инфузорий типа suis, заразилось 17, т. е. 22,8%. Нами [10] было показа-

но, что одни линии suis в культурах длительно сохраняют признаки этого типа, другие же постепенно «превращаются» в тип coli.

Если проанализировать результаты заражения уже с точным учетом биотипических свойств соответствующих линий, то окажется, что из 41 крысы, зараженной линиями suis (№№ 12, 16 и 29), которые характеризовались сравнительно ограниченной нормой реакции и не «превращались» в тип coli, только три крысы заразились (7,5%).

Попытки заразить крыс линиями №№ 12 и 16, характеризующимися как настоящие линии типа suis, не увенчались успехом.

Только при заражении 14 крыс линией № 29 (типичная suis) произошло приживание инфузорий на сроки от 10 до 38 дней у трех крыс (21,4%). В кишечнике крыс, заразившихся этими линиями suis, так же как и при заражении линиями coli из человека и свиньи, наблюдались все стадии жизненного цикла, кроме цист.

Заражение 12 крыс штаммами № 15, 17 и 18, полученными из свиней и квалифицируемыми как suis-штаммы, дало значительно лучший результат. Четыре крысы (33,3%) заразились, и инфузории приживались, активно размножаясь до 15 дней.

Для заражения 17 крыс были использованы линии типа suis, которые уже в культурах обладали способностью «превращаться» в тип coli. Десять из этих крыс, т. е. 58,8%, заразились, и инвазия обычно (у 30% крыс) продолжалась свыше 25 дней (до 40 дней). Особенно выделялась линия № 9, которая прижилась в шести крысах из восьми на сроки от 10 до 40 дней (моменты вскрытия крыс). Инфузории вполне нормально размножались в кишечнике крысы, но не образовывали цист.

Таким образом, не все линии одного типа в одинаковой степени приживаются в новых для них условиях.

Легче всего интродуцировать в крысу инфузорий типа coli из человека и из свиньи и труднее линии типа suis, среди которых, однако, намечаются значительные различия в смысле способности приживаться в новых условиях обитания. Аналогичное наблюдение сделал Габальдон [4] в отношении штаммов Balantidium из свиней: 13 штаммов не прижилось в крысе, 9 — развилось на очень короткое время, и только 2 штамма жили в крысе до четырех месяцев.

Неодинаковая способность различных линий и соответственно штаммов приживаться в новых экологических условиях может объяснить, почему спонтанный балантидиоз относительно редко встречается у крыс и человека, заражающихся от свиней. Для заражения нужна не только подходящая среда (диета, создающая оптимальные условия для развития инфузорий) кишечника самого хозяина, но в свинье должны быть соответствующие биотипы, которые при интродукции в новую среду окажутся способными там интенсивно размножаться.

Вероятно, что различные линии отличаются друг от друга не только морфологическими признаками, но и физиологическими особенностями, обусловливающими различную стойкость инфузории в условиях изменяющейся среды.

Нагахана [6] и Нельсон [7] отмечают, что Balantidium из свиньи и шимпанзе, введенные в кишечник крысы, не изменяются морфологически. Измеряя конъюгантов из крысы и шимпанзе, Нельсон пришел к выводу о полной их идентичности.

Наши данные показывают, что не для всех линий выводы Нельсона справедливы. Линии Balantidium coli из человека, введенные в крысу, в течение длительного срока сохранили черты сходства с исходными линиями. Наблюдалось лишь некоторое измельчание инфузорий в кишечнике крысы, что связано с меньшим количеством пищи, получаемой инфузорией в новых условиях обитания (см. таблицу и рис. 1).

Материал	Тело			Ядро				
	длина	ширина	д/ш	длина	ширина	д/ш	площ.	
Линия № 2 (свинья) . .	85,7	41,2	2,1	40,1	6,6	5,7	251	Из культуры
	79,8	48,7	1,6	32,4	11,1	2,9	310	Из крысы
Линия № 9 (свинья) . .	76,3	49,6	1,5	32,4	8,35	4,0	261	Из культуры
	80,3	44,4	1,8	34,3	11,0	3,11	317	Из крысы
Линия № 52 (свинья) .	89,9	54,3	1,7	32,4	7,8	4,1	275	Из культуры
	78,6	48,9	1,6	29,9	11,4	1,6	275	Из крысы
Линия № 29 (свинья) .	69,0	37,9	1,8	31,2	7,7	4,0	—	Из крысы
	71,3	43,5	1,6	35,0	8,0	4,3	—	Из крысы
Линия *C* (человек) . .	82,3	44,5	1,8	32,8	11,3	2,9	326	Из культуры
	79,8	48,5	1,6	32,2	10,6	3,0	296,4	Из крысы
Линия M_2 (человек) . .	83,7	66,4	1,3	32,6	10,8	3,0	270,9	Из культуры
	73,8	55,5	1,3	28,0	11,0	2,5	275,0	Из крысы

Аналогично вели себя инфузории линии № 50 из свиньи. Эта линия квалифицировалась нами как линия типа coli, и в кишечнике крысы этот морфологический тип сохранился. Размах изменчивости длины и ширины трофозоитов, а также длины и ширины макронуклеуса, форма конъюгантов у инфузорий, введенных в кишечник крысы, оказались вполне сходным с культуральными формами (см. таблицу и рис. 2).



Рис. 1. Balantidium coli. Линия *C* из человека (*а*), из крысы № 30 (*б*)

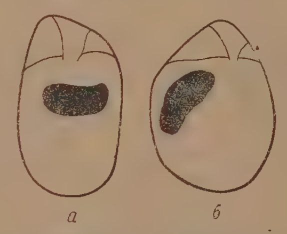


Рис. 2. Balantidium coli. Линия № 50 из свиньи (культура) (*а*), из крысы № 18 (*б*)



Рис. 3. Balantidium coli. Линия № 29 типа suis из культуры (*а*), из крысы № 90 (*б*)

Линия № 29 из свиньи являлась типичной для типа suis и длительно сохраняла при культивировании свои морфологические признаки. При сравнении инфузорий этой линии, взятых из кишечника нескольких зараженных крыс (на 20—38-й день после заражения), с исходной формой бросается в глаза большое сходство этих форм между собой (см. таблицу и рис. 3). Морфологический тип suis не изменился в новых условиях обитания.

Иначе вели себя линии №№ 2а, 9, 52 и отчасти линия № 3. Эти линии в культурах длительное время сохраняли черты типа suis (см. таблицу и рис. 4, *а, б, в*), но линия № 2а постоянно отличалась от линий №№ 9 и 52 индексом $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$ тела. В линии № 2а индекс $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$ тела варьировал вокруг средней 2,0, а в линиях №№ 9 и 52 — вокруг средней 1,5—1,6. Кроме того, линия № 2а в культуре нередко модифицировалась в тип coli [10], т. е. нормой реакции отличалась от линии № 29. Наблюдая за инфузориями линии № 9, введенными в кишечник крысы, мы обнаружили уже на 10-й день после заражения появление

множества инфузорий, фенотипически отличающихся от исходного материала и приближающихся к форме coli (рис. 4, *с*). В дальнейшем, на 30—35-й день в кишечнике крысы оказались только инфузории типа coli, а инфузорий типа suis найдено не было.

Изменялась главным образом форма макронуклеуса и в меньшей степени форма тела, у этих инфузорий перистом занимал субтерминальное положение, и границы эктоплазмы на переднем конце располагались перпендикулярно к продольной оси тела, как у типа coli.

Аналогичные же изменения произошли и в линиях №№ 2а и 52 (рис. 4, *г*. *д*). Особенно заметно изменение в форме макронуклеуса. У инфузорий типа suis макронуклеус имеет ширину 7—8 μ и индекс $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$ ядра всегда больше 3,9, а у типа coli ширина равна 10—11 μ в среднем и соответственно индекс $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$ не больше 3,1.

В линиях №№ 2а, 9 и 52 форма макронуклеуса выражалась шириной, равной в среднем 6,6—8,35 μ, индексом 4—57, и такой макронуклеус мог быть охарактеризован как колбасовидный. В инфузориях этих линий, полученных из зараженных крыс, ядро стало бобовидным (см. таблицу и рис. 4, *г*, *д*, *е*). Эти линии пассировались из крысы в крысу и сохранили черты типа coli.

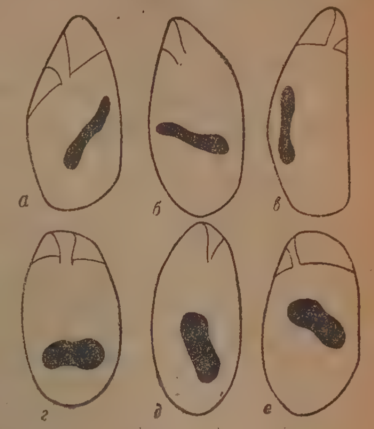


Рис. 4. Balantidium coli. Линия № 52 типа suis из культуры (*а*); линия № 9 типа suis из культуры (*б*); линия № 2а типа suis из культуры (*в*); линия № 52 из крысы № 22 (*г*); линия № 2а из крысы № 51 (*д*), линия № 9 из крысы № 35 (*е*)

Ряд крыс был заражен штаммами, полученными непосредственно из кишечника свиньи. Материал был неоднороден, и среди подавляющей массы форм типа suis встречались и инфузории типа coli. Часть этих штаммов прижилась в крысах, и при исследовании этих инфузорий оказалось, что выжили только формы типа coli.

Выводы

1. Крыса является не одинаково подходящим хозяином для различных типов Balantidium coli. В ее кишечнике лучше приживаются инфузории типа coli (50%), тогда как в кишечнике основного хозяина Balantidium — свиньи — оптимальные условия создаются как для типа suis, так и для coli. В новых, по сравнению со свиньей, хозяевах Balantidium встречаются только в форме типа coli (человек, шимпанзе, морская свинка).

2. Линии типа suis, которые обнаруживали незначительную изменчивость различных признаков, не выходящую за пределы морфологического типа suis, приживались в крысах плохо (7,5%). Лишь одна линия suis (№ 29) несколько легче, чем другие, адаптировалась в крысе (21,4%).

3. Линии типа suis, которые отличались от предыдущих более широкой нормой реакции и уже в культурах модифицировались в тип coli, значительно лучше приживались в крысах (58%) и притом быстро меняли свой фенотипический облик, превращаясь в тип coli (линии №№ 2а, 9, 50, 3).

Какова природа этих изменений, сказать трудно, и этот вопрос может служить предметом дальнейшего исследования.

Литература

1. Аваклн, Вестник микроб. и эпидем., XV, 1, 1936.— 2. Andrews, Trans. 8th Congr. Far East Assoc., Trop. Med., 1930.— 3. Atschley, Journal of Parasit., 21, 3, 1935.— 4. Gabaldon, Journ. of Parasit., 21, 3, 1935.— 5. Hegner, Amer. Journ. Hyg., 19, 1, 1934.— 6. Nagahana, Keijo Journ. of Med., 3, 4, 1932.— 7. Nelson, Amer. Journ. Hyg., 18, 1, 1933.— 8. Nöller, Tierheilkunde und Tierzucht, 88, 1922.— 9. Obitz, Ztschr. fur Parasit., 3, 1931.— 10. Пик и Хейсин, Зоологический журнал, XIX, 1, 1940.— 11. Schumaker, Science, 70, 1929.— 12. Schumaker, Amer. Journ. Hyg., 12, 1930.

INTRODUCTION OF VARIOUS LINES OF BALANTIDIUM COLI FROM MAN AND PIG INTO THE INTESTINE OF A NEW HOST (THE RAT)

E. M. KHEISSIN and E. M. PICK-LEVONTIN

Chair of Zoology of the Herzen Pedagogic Institute, Leningrad

Summary

1. The rat is not an equally favourable host for the various types of Balantidium coli. Infusoria of the coli type acclimatize better in its intestine (50 p. c.), while in the intestine of the main host of Balantidium — the pig — optimal conditions exist both for the type suis and the coli type. In new (as compared with the hog) hosts Balantidium is encountered only in the form of the coli type (man, chimpanzee, guinea-pig).

2. Lines of the suis type, which showed an insignificant variability of their various characters not outpassing the limits of the morphological type suis acclimatized themselves but with difficulty in the rat (7.5 p. c.). Only one line of suis (№ 29) adapting itself to life in the rat with a somewhat greater ease (21.4 p. c.).

3. Lines of the suis type which differed from the preceding by a higher range of normal reaction and were able to modify into type coli already in vitro acclimatized themselves much better in the rats (58 p. c.) speedily changing their phenotype and transforming into type coli (lines NN 2a, 9, 50, 3).

It is difficult to judge of the nature of these changes and this question may become the object for further studies.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ДЕЙСТВИЕ ВОДЫ ОЗЕРА БАЛХАШ НА ВОЛГО-КАСПИЙСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Я. А. БИРШТЕЙН и Г. М. БЕЛЯЕВ

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

1. Введение

Озеро Балхаш — одно из крупнейших озер Средней Азии — характеризуется чрезвычайно бедной в количественном и качественном отношении фауной. Эта особенность очень наглядно выявлена последней экспедицией, исследовавшей оз. Балхаш, из результатов которой можно почерпнуть следующие сведения. Рыбы Балхаша представлены семью видами [6]; что касается моллюсков, то «материал с Mollusca содержал за исключением Pisidium'а преимущественно мертвые раковины». Другие обычные компоненты бентоса (Chironomidae, Oligochaeta, Nematodes, Ostracoda) «найдены всюду в сравнительно малом количестве» [6]. В целом «бентос оз. Балхаш, по всей вероятности, следует считать бедным» [9]. Действительно, по неопубликованным данным Всесоюзного научно-исследовательского института озерного рыбного хозяйства, средняя биомасса бентоса почти на всем протяжении озера не превышает 1 г/м² и только в западной его части достигает 2 г/м². Микробентос также, «повидимому, действительно относительно беден» [10].

То же самое относится и к планктону, исследованному В. М. Рыловым [10]. Указанный автор нашел, что «качественный состав зоопланктона открытой части озера Балхаш нужно признать сравнительно бедным». При этом целый ряд обычных планктических форм в этом озере не встречается. Согласно Рылову, «можно притти к заключению, что валовая продукция планктона озера Балхаш является, пожалуй, даже ниже средней и что здесь Балхаш весьма уступает эвтрофным озерам Европы, в частности Европейской части СССР».

Причину бедности фауны оз. Балхаш Л. С. Берг видит в геологической молодости этого озера. По мнению Л. С. Берга, Балхаш, «как сравнительно молодое озеро, не успел еще заселиться» [3]. В. М. Рылов считает необходимым при разрешении этого вопроса учитывать повышенную соленость воды оз. Балхаш. Мы в наших экспериментах получили указания на ведущую роль не столько суммарной солености, сколько своеобразного соотношения отдельных ионов.

Излагаемые ниже данные являются результатом экспериментальных исследований над действием балхашской, аральской и каспийской воды на некоторых беспозвоночных дельты Волги. Мы поставили перед собой задачу выяснить возможность акклиматизации в оз. Балхаш кормовых для рыб эвригалинных каспийских беспозвоночных.

Бедность ихтиофауны оз. Балхаш уже давно обратила на себя внимание рыбохозяйственных организаций, предполагавших осуществить перевозку в это озеро каспийских воблы и леща. Однако охарактеризованная выше скудная кормовая база Балхаша не могла обеспечить размножение этих рыб в сколько-нибудь значительном количестве. Таким образом, возникла необходимость увеличения в первую очередь

кормовой базы озера. Наиболее рациональным мероприятием в этом направлении представлялась акклиматизация в Балхаше тех организмов, которые служат основной пищей намеченных к перевозке рыб в их родном водоеме — Каспии, т. е. в первую очередь моллюсков (Dreissena) для воблы и бокоплавов — Corophium, Pontogammarus, Dikerogammarus — для воблы и леща)[1]. Экспериментам подвергались волжские представители указанных форм, потому что широкий диапазон солености воды Балхаша (пресная вода — 7‰) и меньшая ее соленость по сравнению с каспийской заставили нас остановиться на наиболее эвригалинных кормовых беспозвоночных Каспия, обитающих и в речной и в морской воде (до 13‰).

Работы проводились в течение июля 1940 г. в дельте Волги на промысле Мумра. Вода из оз. Балхаш была взята вблизи Бурлю-Тюбе за полтора месяца до начала работ, причем были соблюдены обычные предосторожности в смысле чистоты посуды и пр. Одновременно была взята и доставлена аральская вода, а каспийская вода привозилась нами из центральной части Северного Каспия во время работы.

2. Результаты экспериментов

При помещении Corophium curvispinum и Dikerogammarus haemobaphes в натуральную балхашскую и аральскую воду была отмечена быстрая гибель рачков в балхашской воде (рис. 1). Помимо заметно более быстрой гибели C. curvispinum в балхашской воде, следует отметить совершенно иное их поведение по сравнению с рачками, посаженными в аральскую воду. В то время как эти последние довольно быстро приступали к постройке домиков и во все время опыта проявляли большую активность, рачки, посаженные в балхашскую воду, вскоре после посадки становились вялыми, переворачивались на спину и не пытались строить домики. Резких различий в поведении и смертности между рачками в контрольной волжской и в аральской воде не замечалось. Среди D. haemobaphes в аральской воде на следующие сутки после посадки были замечены копулирующие парочки; в балхашской воде копуляция не имела места.

Мы не ограничились экспериментами над взрослыми экземплярами и проверили действие аральской и балхашской воды на новорожденных (только что вышедших из марсупиальной сумки) рачков. Оказалось, что на них вредное действие балхашской воды сказывается еще сильнее, чем на взрослых, что видно из приводимой табл. 1.

Таблица 1

Выживаемость новорожденных Dikerogammarus haemobaphes в балхашской и аральской воде

Время посадки и просмотра	Балхашская вода		Аральская вода		Контроль	
	живых	мертвых	живых	мертвых	живых	мертвых
4.VII, 12 час.	12	—	12	—	12	—
5.VII, 9 час.	9	3	12	—	11	1
5.VII, 19 час. 30 мин.	3	6	12	—	11	—
6.VII, 8 час.	3	—	11	1	11	—
6.VII, 16 час. 30 мин.	—	3	11	—	11	—

[1] При выборе экспериментального материала мы сознательно отказались от таких входящих в кормовой режим воблы и леща организмов, которые заведомо не перенесли бы перевозки (Cumacea, Mysidacea).

Кроме D. haemobaphes и C. curvispinum в натуральную балхашскую и аральскую воду в незначительном количестве засаживались другие виды бокоплавов — Pontogammarus robustoides, P. obesus, Pandorites platycheir, Corophium chelicorne, которые также не выдерживали длительного пребывания в балхашской воде.

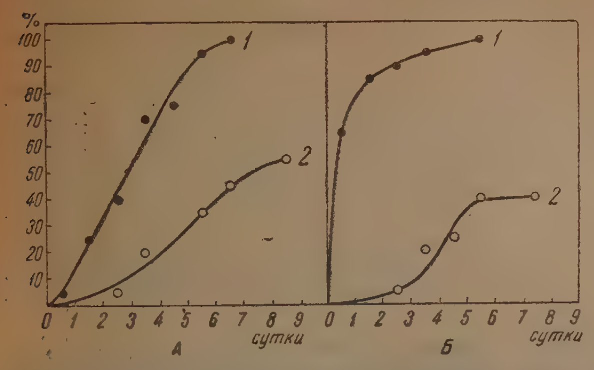


Рис. 1. Скорость гибели Corophium curvispinum (A) и Dikerogammarus haemobaphes (Б) в балхашской и аральской воде в процентах от исходного количества экземпляров. 1 — балхашская вода (s — 9,5‰), 2 — аральская вода (s — 12‰)

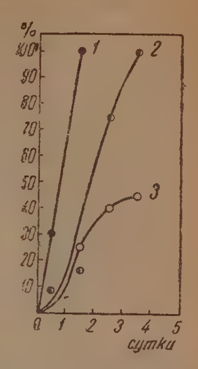


Рис. 2. Скорость гибели Dreissena polymorpha в балхашской и аральской воде в процентах от исходного количества экземпляров. 1 — балхашская вода нормальной солености (7,5‰), 2 — балхашская вода, разведенная пополам (3,75‰), 3 — аральская вода (7,5‰)

Аналогичные наблюдения были проведены над моллюском Dreissena polymorpha. На первый взгляд эти опыты дали несколько иные результаты (рис. 2) — на вторые сутки после начала опыта погибли 100% моллюсков и в балхашской и в аральской воде, причем средняя продолжительность жизни экземпляров, посаженных в балхашскую воду, оказалась даже больше, чем экземпляров, посаженных в аральскую воду (19,3 часа и 27 часов). Однако при оценке полученных результатов надо учесть, что, по данным наших неопубликованных опытов, произведенных на Азовском море, Dreissena polymorpha ни в каспийской, ни в черноморской воде не выживает при соленостях выше 10‰, а аральская вода, с которой мы оперировали, имела, как указывалось выше, соленость 12‰. Когда же мы довели соленость аральской воды до уровня натуральной балхашской воды, ядовитое действие это последней на Dreissena выявилось достаточно наглядно (табл. 2).

Таблица 2

Время гибели D. polymorpha в аральской и балхашской воде (в процентах от исходного количества экземпляров)

Время гибели	Аральская вода		Балхашская вода	
	норма (12‰)	7,5‰	норма (7,5‰)	2,75‰
Отмирали за 1 сутки	96%	—	30%	8%
» » 2 суток	100 »	25%	100 »	16 »
» » 3 »	—	40 »	—	76 »
» » 4 »	—	45 »	—	100 »
Средняя продолжительность жизни	12 часов	—	24 часа	52 ч. 30 мин.

Как видно из табл. 2, продолжительность жизни Dreissena удлиняется при разбавлении пополам балхашской воды; однако ядовитое действие последней целиком не устраняется.

Для того, чтобы точнее сопоставить действие балхашской, аральской и каспийской воды различных концентраций на волго-каспийских бокоплавов, нами была поставлена основная серия опытов, позволяющая достаточно четко выявить значительную степень ядовитости балхашской воды.

При постановке экспериментов мы приняли за основу методику, которой пользовались В. Н. Беклемишев и В. П. Баскина [2]. Из воды всех трех водоемов приготовлялись выверенные криоскопическим методом изосмотические растворы, причем соленость выше нормальной достигалась путем выпаривания натуральной воды на солнце[2].

Мы оперировали сериями растворов в 45, 35, 25, 20, 15, 10, 7,5 и 3,75‰, которые в одинаковом количестве разливали по одинаковым банкам, стоявшим в одном месте и находившимся, таким образом, в равных условиях. В каждую банку мы сажали одинаковое количество подопытных животных, над которыми в течение трех суток вели постоянное наблюдение; по часам отмечался момент гибели каждого экземпляра по прекращению движений конечностей. К сожалению, в наших данных имеются досадные пробелы, обусловленные трудными условиями работы, не позволявшими иногда в нужное время собрать требующийся материал в массовом количестве. Полученные данные графически представлены на рис. 3.

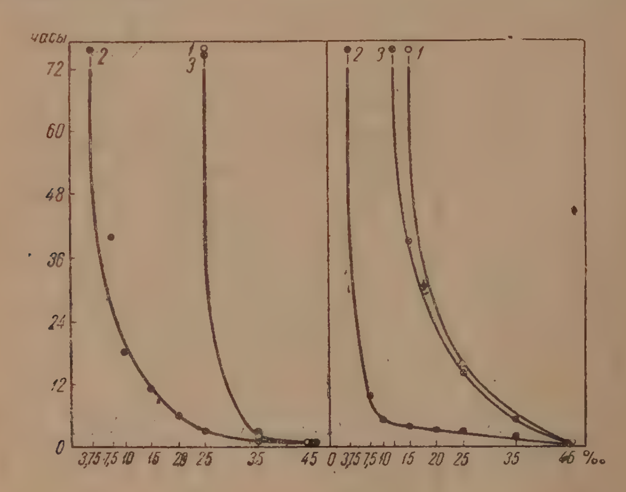


Рис. 3. Продолжительность жизни Pontogammarus robustoides и P. obesus в зависимости от концентрации каспийской (*1*), балхашской (*2*), и аральской (*3*) воды

Результаты наблюдений над продолжительностью жизни Pontogammarus robustoides и P. obesus при концентрациях 45—35—25‰ всех трех вод были затем обработаны обычными вариационно-статистическими методами для выявления реальности разностей ядовитости балхашской аральской и каспийской воды.

Эти данные показывают, что летальными концентрациями[3] для

---

[2] При этом некоторые соединения, и в первую очередь карбонаты кальция балхашской воды, выпадали, вследствие неизбежной потери при выпаривании углекислоты.

[3] Летальными концентрациями мы условно называем такие, при которых подопытный материал выживает менее трех суток.

P. robustoides, посаженных в каспийскую и аральскую воду, являются концентрации выше 25‰, а для P. obesus — выше 15‰. В то же время как первый, так и второй вид не может переносить балхашскую воду соленее 3,75‰ (соленость разведенной пополам балхашской нормальной воды). При каких же концентрациях начинает сказываться различие в ядовитости балхашской, каспийской и аральской воды? На этот вопрос отвечают табл. 3 и 4.

Таблица 3

Выживаемость P. robustoides и P. obesus в летальных концентрациях каспийской, аральской и балхашской воды (в минутах)

Соленость воды в ‰	Каспий		Арал		Балхаш	
	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ	$M \pm m$	σ
Pontogammarus robustoides						
45	55 ± 4,2	± 29,6	45 ± 9,3	±100,2	44 ± 2,5	± 24,3
35	127 ± 17,7	±118,5	155 ± 23,7	±148,3	70 ± 6,8	± 57,3
Pontogammarus obesus						
45	36 ± 2,1	± 11,5	32 ± 2,3	± 16,1	16 ± 1,9	± 8,0
35	—	—	302 ± 46,0	±205,7	125 ± 22,4	±100,0
25	938 ± 76,0	±402,0	831 ± 116,2	±637,0	178 ± 18,2	± 99,7

Таблица 4

Разности в выживаемости P. robustoides и P. obesus в балхашской и аральской ($M_Б - M_А$), балхашской и каспийской ($M_Б - M_К$) и аральской и каспийской ($M_А - M_К$) воде и их средние ошибки

Соленость воды в ‰	$M_Б - M_А \pm \pm\sqrt{m_Б^2 + m_А^2}$	$D:d$	$M_Б - M_К \pm \pm\sqrt{m_Б^2 + m_К^2}$	$D:d$	$M_А - M_К \pm \pm\sqrt{m_А^2 + m_К^2}$	$D:d$
Pontogammarus robustoides						
45	— 1 ± 9,63	—0,10	— 11 ± 4,88	—2,3	— 10 ± 10,20	—1,0
35	— 85 ± 24,67	—3,4	— 57 ± 18,98	—3,0	+ 28 ± 29,58	+0,95
Pontogammarus obesus						
45	— 16 ± 3,02	—5,3	— 20 ± 2,86	—7,0	— 4 ± 3,11	—1,3
35	—177 ± 51,16	—3,5	—	—	—	—
25	—653 ± 117,60	—5,6	—760 ± 78,15	—9,7	—107 ± 138,84	—0,77

На основании приведенных в табл. 3 и 4 результатов вариационно-статистической обработки полученных данных можно утверждать, что при наиболее высокой из исследованных нами концентраций — 45‰ — различия в ядовитом действии всех трех вод на P. robustoides не реальны (отношение разностей средних арифметических и разности их ошибок — $D:d$ — меньше 3). Повидимому, здесь смерть вызывается не столько спецификой солевого состава той или иной воды, сколько осмотическими силами. Уже при солености 35‰ ясно сказывается бо́льшая ядовитость балхашской воды, и отношение $D:d$ оказывается реальным. При дальнейшем понижении солености разрыв между продолжительностью жизни рачков в балхашской воде, с одной стороны, и каспийской и аральской, с другой, резко увеличивается.

Сходную картину дает P. obesus. Однако уже при солености 45‰ бо́льшая ядовитость балхашской воды для этого вида является вполне

реальной. И при более низких концентрациях балхашская вода оказывает на P. obesus более угнетающее действие, чем на P. robustoides. Так, например, в нормальной балхашской воде (7,5‰) продолжительность жизни P. robustoides примерно в четыре с половиной раза превышает продолжительность жизни P. obesus.

Чрезвычайно характерно, что при всех концентрациях аральской и каспийской воды не удается подметить реальных различий в ядовитом действии обеих вод на P. robustoides. Такое различие для P. obesus было констатировано только при солености 15‰; продолжительность жизни P. obesus в этих условиях в каспийской воде превышала 3 суток, тогда как в аральской воде она равнялась 38,5 часа. Однако это наблюдение проводилось над небольшим количеством экземпляров и нуждается в подтверждении. Во всяком случае, если и имеется незначительная разница в действии каспийской и аральской воды на P. obesus, то она не идет ни в какое сравнение с разницей в действии на тот же вид балхашской и аральской или балхашской и каспийской воды.

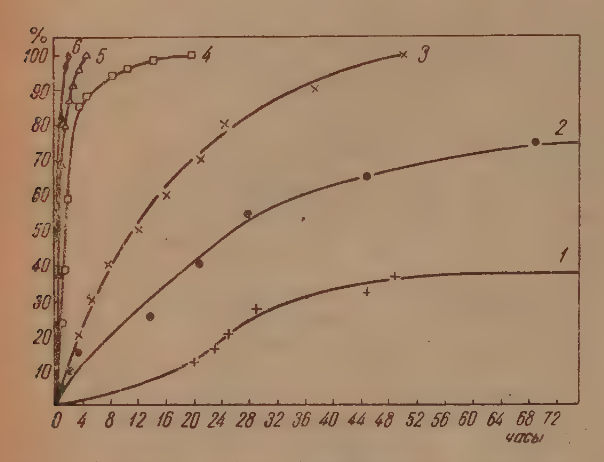


Рис. 4. Скорость гибели Pontogammarus robustoides в аральской (*А*), каспийской (*К*) и балхашской (*Б*) воде разной солености в процентах от исходного количества экземпляров. *1* — *А* — 25‰; *2* — *К* — 25‰; *3* — *Б* — 10‰; *4* — *Б* — 25‰; *5* — *Б* — 35‰; *6* — *Б* — 45‰

Рис. 5. Продолжительность жизни Mesomysis ullskyi в зависимости от концентрации балхашской (*1*) и аральской (*2*) воды

Более наглядное представление о ходе отмирания P. robustoides при различных концентрациях испытуемых вод дает рис. 4, составленный таким же образом, как рис. 1 и 2. Неожиданным моментом, выявляющимся на этом рисунке, является несколько более интенсивное отмирание рачков при солености 25‰ в каспийской воде по сравнению с аральской; таким образом, как будто наблюдается обратное тому, что было констатировано для P. obesus при солености 15‰. Так же как в последнем случае, мы не склонны придавать этому особого значения, тем более, что значительная часть P. robustoides продолжает жить в обеих водах при солености 25‰ дольше 3 суток.

Подмеченная закономерность распространяется, по всей вероятности, не только на бокоплавов. По крайней мере, менее обширный материал, собранный нами для мизиды — Mesomysis ullskyi (syn. Metamysis strauchi) (рис. 5) — достаточно ярко демонстрирует бо́льшую ядовитость и для этого рачка балхашской воды по сравнению с аральской. Различий в выживаемости M. ullskyi в аральской и каспийской воде и в данном случае не наблюдалось.

3. Обсуждение результатов

Изложенные данные вполне определенно указывают на ядовитость воды оз. Балхаш для волго-каспийских беспозвоночных. Причину этого явления следует искать в особенностях химического состава балхашской воды. Сравнение солевого состава воды оз. Балхаш, Арала и Каспия по перечисленным нами в процент-эквивалентах новейшим данным Домрачева [6], Бадера [1] и Бруевича [4] представлено в табл. 5.

Таблица 5

Солевой состав балхашской, аральской и каспийской воды, выраженный в процент-эквивалентах

Ионы	Балхаш	Арал	Каспий*
Na	23,35	28,27	31,95
K	2,96	0,61	0,49
Ca	1,67	7,60	3,96
Mg	19,54	13,68	13,78
Cl	19,78	29,17	34,62
SO_4	18,57	19,76	14,37
CO_3 / HCO_3	14,13	0,91	0,83
	100,00	100,00	100,0

Прежде всего обращает на себя внимание повышенное содержание калия, в 5—6 раз более высокое, чем в аральской и каспийской воде. Далее следует отметить пониженное содержание кальция и повышенное содержание магния. Среди анионов, в отличие от Арала и Каспия, очень велико относительное значение углекислоты. Не менее резко Балхаш отличается по ионному составу своей воды от обычных пресных вод, повышенным содержанием калия и магния при пониженном содержании кальция; по содержанию натрия он занимает промежуточное положение между обычными пресными водами и южнорусскими морями.

Таким образом, ионные соотношения в воде оз. Балхаш оказываются значительно смещенными по сравнению как с солоноватыми, так и с пресными водоемами, что ставит Балхаш в совершенно особое положение в ряду материковых водоемов.

Соотношения отдельных ионов антагонистов в воде Балхаша, Арала и Каспия представлены в табл. 6.

Из табл. 6 следует, что отношение $\frac{Na}{K}$ в балхашской воде в 6 раз меньше, чем в аральской и в 8 раз меньше, чем в каспийской; отношение $\frac{Mg}{Ca}$ в балхашской воде в 7 раз больше, чем в аральской и в 3,5 раза больше, чем в каспийской. Отношение суммы одновалентных ионов к двувалентным в воде всех трех водоемов дает показатели одного порядка за счет повышенного содержания в балхашской воде калия среди одновалентных и магния среди двувалентных катионов. Возможное ядовитое действие повышенного содержания в балхашской воде калия не может быть нейтрализовано его антагонистом — кальцием — вследствие незначительного содержания последнего, как показывают соотношения этих ионов.

Ядовитое действие балхашской воды может, повидимому, определяться необычайно высоким содержанием в ней калия, неуравновешенного его антагонистами натрием, магнием и кальцием, или повышенным

Таблица 6

Соотношения ионов-антагонистов в воде Балхаша, Арала и Каспия

Соотношение ионов в процент-эквивалентах	Балхаш	Арал	Каспий
$\frac{Na}{K}$	7,89	46,34	65,20
$\frac{Mg}{Ca}$	11,70	1,66	3,47
$\frac{Mg}{K}$	6,59	22,41	28,12
$\frac{Na+K}{Ca+Mg}$	1,24	1,31	1,83
$\frac{K}{Ca}$	1,77	0,07	0,13
$\frac{Cl}{SO_4}$	1,07	1,47	2,42

содержанием магния, также неуравновешенного его антагонистом кальцием. Ядовитость калия для ракообразных каспийского происхождения не вызывает никаких сомнений. Медведева [8] произвела ряд наблюдений над действием различных ионов на продолжительность жизни волжского Corophium curvispinum и показала, что именно соединения калия оказываются более ядовитыми, чем соединения всех остальных катионов, присутствующих в сколько-нибудь значительных концентрациях в морской воде.

Несколько ранее то же самое выяснили для Artemia salina Мартин и Вильбур (Martin a. Wilbur [24]). Впоследствии ядовитость калия для различных ракообразных была подтверждена опытами над Gammarus locusta и G. fasciatus [12], Daphnia magna и Cyclops coronatus [18], Cambarus clarkii [21] и Ligia baudiniana, как взрослыми [13, 14, 16, 17], так и, в особенности, молодыми [15]. По степени ядовитости для ракообразных катионы располагаются согласно этим экспериментам в следующий ряд: $K > Mg > Ca > Na$ [4]. В том же порядке убывает ядовитость катионов для ресничных червей Phagocata gracilis и Procerodes wheatlandi, инфузории Paramaecium caudatum [12], рыб (линей) и головастиков лягушек [18]. Сущность ядовитого действия калия связана, возможно, с его парализующим действием на движение конечностей и жабр [15]. В этом отношении интересно, что по степени ядовитости для яиц морского ежа катионы располагаются в обратном порядке [25]. Следует также отметить повышение ядовитости натрия для Ligia в гипотоническом растворе [16]. Однако ядовитость раствора чистого KCl и балхашской воды, разумеется, не сопоставимы друг с другом. При концентрации калия 1,56‰ в чистом растворе продолжительность жизни C. curvispinum составляет 7,2 минуты; при близкой концентрации калия 1,7‰ в балхашской воде P. obesus живет 16 минут. При более низких концентрациях этот разрыв резко увеличивается: при концентрации калия 0,78‰ в чистом растворе KCl C. curvispinum живет 11,9 минуты, при концентрации калия 0,75‰ в балхашской воде P. obesus живет 188 минут. Совершенно очевидно, что ядовитое действие калия в балхашской воде в какой-то мере уравновешено другими

[4] Медведева дает сходный ряд: $K > Ca > Mg > Na$ [8].

присутствующими в ней ионами. Известно, например, что прибавление к чистому раствору KCl ионов магния и кальция заметно увеличивает продолжительность жизни Daphnia magna [18], а присутствие кальция уменьшает ядовитость калия для Ligia baudiniana [15]. В то же время антагонистическое действие калия и натрия в опытах над Daphnia и Ligia обнаружить не удалось [18, 14].

Лёб (Loeb [23]), Куннингтон (Cunnington [20]), а в последнее время Беклемишев и Баскина [2] придают особенно важное значение для жизнеспособности некоторых водных беспозвоночных концентрации в воде иона магния и степени его уравновешенности ионом кальция. Бо́льшая продолжительность жизни Daphnia pulex в аральской воде различных концентраций, чем в каспийской и черноморской воде, объясняется Беклемишевым и Баскиной меньшей величиной отношения магния к кальцию в аральской воде[5]. В опытах Бергер над Daphnia magna антагонизм между магнием и кальцием проявился чрезвычайно резко, причем наибольшая продолжительность жизни Daphnia наблюдалась при отношении магния к кальцию равном 1 : 4 [18]. Этим данным противоречат эксперименты Гетчинсон (Hutchinson [22]), которыми показана довольно большая устойчивость различных Cladocera к концентрациям магния и невозможность объяснить этим фактором отсутствие Cladocera в оз. Танганайка, как это предполагал Куннингтон [20]. Следует, впрочем, иметь в виду, что концентрация магния в воде оз. Балхаш более чем вдвое превышает летальные концентрации магния, установленные Гетчинсон для Cladocera, а отношение магния к кальцию, как указывалось выше, в несколько раз превосходит соответствующие показатели аральской, каспийской и черноморской воды. Тем не менее мы склонны придавать большее значение повышенному содержанию калия, а не магния. Для того чтобы расчленить их влияние на продолжительность жизни исследованных ракообразных, мы подсчитали содержание калия и магния в разных разводках испытанных нами вод и попробовали сопоставить показатели продолжительности жизни с концентрацией этих элементов. Если учесть предельную суммарную соленость балхашской, аральской и каспийской воды, при которой продолжительность жизни P. robustoides и P. obesus превышает 3 суток, и содержание калия и магния, получатся данные, приводимые в табл. 7.

Таблица 7

Летальные концентрации воды (S) Балхаша, Арала и Каспия и содержание в них калия и магния в промилле

	Pontogammarus robustoides			Pontogammarus obesus		
	Балхаш	Арал	Каспий	Балхаш	Арал	Каспий
S . . .	3,75—7,5	25—35	25—35	3,75—7,5	12—15	15—25
K . . .	0,14—0,28	0,20—0,28	0,16—0,23	0,14—0,28	0,09—0,12	0,09—0,16
Mg . .	0,29—0,58	1,35—1,89	1,42—1,99	0,29—0,58	0,65—0,81	0,85—1,42

Из табл. 7 следует, что продолжительность жизни обоих бокоплавов достигает трех суток при приблизительно одинаковой концентрации калия в воде всех трех водоемов и, видимо, определяется содержанием именно этого иона. Содержание магния в промилле в летальной концентрации балхашской воды оказывается значительно ниже, чем в ле-

[5] Отношения магния к кальцию в аральской, каспийской и черноморской воде, указываемые Беклемишевым и Баскиной, более чем в 1,5 раза преуменьшены и не соответствуют приводимым в работе другим ионным отношениям, так как, в отличие от последних, повидимому, ошибочно вычислены не по процент-эквивалентному содержанию ионов, а по содержанию их в весовых процентах.

тальных концентрациях аральской и каспийской воды; судя по этому, не он лимитирует продолжительность жизни подопытных животных в балхашской воде. Однако для окончательного разрешения этого вопроса требуются, разумеется, дополнительные эксперименты.

Таким образом, основной причиной бедности фауны оз. Балхаш следует считать не геологическую молодость этого озера [3] и не повышенную суммарную соленость его воды [10], а аберрантный солевой состав балхашской воды.

В этом отношении весьма показательно сравнение Балхаша с другим озером, напоминающим его некоторыми особенностями химизма воды, а именно с Мансфельдским озером[6]. Соленость воды этого крупнейшего среднегерманского озера (площадь 2,5 км², максимальная глубина 7 м) несколько превышает 1‰, причем бросается в глаза высокое содержание калия. По перечисленным нами данным Кольдица (Colditz [19]), отношение натрия к калию в воде Мансфельдского озера составляет 5,79—7,94, т. е. очень близко к тому, что мы получили для Балхаша; отношение магния к кальцию 0,83—1,07, т. е. несравненно более благоприятно, чем в Балхаше и даже в Каспии и Арале. В высшей степени интересно, что фауна обоих водоемов во многом сходна, несмотря на их совершенно различное географическое положение. Характеризуя фауну Мансфельдского озера, Кольдиц прежде всего отмечает ее бедность в количественном и качественном отношении. Списки планктических форм обоих озер в большей своей части совпадают; так, например, среди Copepoda господствующей формой в обоих озерах является Diaptomus salinus, за ним следует Mesocyclops leucarti, из коловраток — Anurea, Polyarthra, Triarthra Synchaeta и т. д. Бентос состоит из немногочисленных Nematodes и личинок насекомых. Еще более интересно отсутствие в обоих озерах целого ряда широко распространенных форм, как, например, моллюсков, а из планктических видов — Rattulus, Conochilus, Euchlanis, Plaeosoma, Gastropus, Mesocyclops oithonoides, Bythotrephes, Heterocope, Eurytemora.

Согласно Рылову [10], у которого мы заимствуем приведенный список видов, «отсутствие этих компонентов стоит в связи с особенностями химизма воды озера Балхаш и с его гидрогеологическим режимом вообще». Нам представляется, что все эти особенности фауны связаны с высоким содержанием калия в воде как Мансфельдского озера, так и Балхаша.

Однако, наряду с отмеченными чертами сходства, между фаунами Балхаша и Мансфельдского озера имеются и некоторые различия. Прежде всего обращает на себя внимание присутствие в Мансфельдском озере многочисленных Daphnia longispina и Bosmina longirostris, не живущих в Балхаше, но встреченных в его притоках[7]. Следует иметь в виду, что, по мнению Куннингтона [20] и Беклемишева и Баскиной [2], оспариваемому, правда, Гетчинсон [22], именно для жизнеспособности Cladocera, и в первую очередь Daphnia, ведущую роль играет отношение магния к кальцию, весьма низкое и, следовательно, благоприятное в воде Мансфельдского озера в отличие от Балхаша.

Интересно отметить, что современные соотношения ионов в воде оз. Балхаш сложились, возможно, сравнительно недавно (в геологическом смысле слова). По мнению Рылова [10], основанному на данных по значительным колебаниям уровня Балхаша за историческое вре-

---

[6] За указание на это озеро и на относящуюся к нему работу мы чрезвычайно обязаны проф. Н. С. Гаевской.

[7] Из бентических форм в Мансфельдском озере обитают отсутствующие в Балхаше Cordylophora caspia, Spongilla lacustris, Plumatella repens, Cristatella mucedo. Качественный состав микробентоса остается неизвестным и сравнить оба водоема в этом отношении невозможно.

мя [7], «в историческую эпоху химический состав воды этого озера сильно изменился, причем эти изменения имели место на протяжении крайне незначительных периодов времени». Действительно, впоследствии в четвертичных отложениях побережий оз. Балхаш были найдены (правда, в незначительном количестве) створки Dreissena polymorpha [5]. Если этот моллюск обитал в недавнее время в Балхаше, то, судя по приведенным выше экспериментальным данным, современный химический состав балхашской воды сейчас исключает возможность его существования в интересующем нас озере.

Таким образом, аберрантный солевой состав воды современного Балхаша должен считаться существенным препятствием к акклиматизации в нем представителей каспийской фауны. Быть может, материал для обогащения фауны этого озера следует искать в каких-нибудь других водоемах со сходным составом воды.

4. Выводы

1. Представители волго-каспийской фауны беспозвоночных не выдерживают длительного пребывания в балхашской воде.

2. При сравнении действия повышенных концентраций балхашской, аральской и каспийской воды, первая оказывается значительно более ядовитой.

3. Ядовитость балхашской воды обусловлена ее своеобразным солевым составом и прежде всего повышенным содержанием ионов калия и магния, неуравновешенных соответственными ионами-антагонистами. Это и объясняет отмеченную в литературе бедность фауны оз. Балхаш.

4. Возможно, что в недавнее время солевой состав балхашской воды был иным и некоторые волго-каспийские беспозвоночные (Dreissena polymorpha) могли в ней обитать.

5. Успех акклиматизации волго-каспийских беспозвоночных в оз. Балхаш представляется сомнительным, и материал для обогащения фауны этого озера следует искать в каких-нибудь других водоемах со сходным солевым составом воды.

Литература

1. Бадер Ф. Ф., Состав воды Аральского моря, Исследования озер СССР, вып. 6, 1934.— 2. Беклемишев В. Н. и Баскина-Заколодкина В. П., Экспериментальные предпосылки к экологической географии внутренних морей, ч. II. Основная причина меньшей ядовитости аральской воды по сравнению с черноморской и каспийской при действии на Cladocera, Изв. Пермск.-биол. н.-иссл. ин-та, т. VIII, вып. 9—10, 1933.— 3. Берг Л. С., Предварительный отчет об исследовании озера Балхаш летом 1903 г., Изв. Русс.-геогр. об-ва, т. X, вып. 2, 1904.— 4. Бруевич С. В., Гидрохимия Среднего и Южного Каспия, Тр. по компл. изуч. Каспийского моря, вып. IV, 1937.— 5. Григорович М. О., О находке Dreissena polymorpha в террасовых отложениях озера Балхаш, Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода, № 4, 1938.— 6. Домрачев П. Ф., Отчет о работах Балхашской научно-промысловой экспедиции, Изв. Ленингр. н.-иссл. ихт. ин-та, т. XI, вып. 1, 1930.— 7. Домрачев П. Ф., Материалы к физико-географической характеристике озера Балхаш, Исследования озер СССР, вып. 4, 1933.— 8. Медведева Н. Б., О влиянии солей на выживаемость Corophium curvispinum G. O. Sars., Раб. Волж. биол. ст., т. VIII, № 1—3, 1925.— 9. Микулин А. Ю., Материалы к фауне Chironomidae озера Балхаш, Исследования озер СССР, вып. 4, 1933.— 10. Рылов В. М., К сведениям о планктоне озера Балхаш, Ibid.— 11. Янковская А. И., Механический и химический состав грунтов озера Балхаш и распределение в нем моллюсков, Ibid.— 12. Adolph E. F., Some physiological distinctions between fresh water and marine organisms, Biol. Bull., vol. XLVIII, No. 5, 1925.— 13. Barnes T. C., Salt requirements and space orientation of the littoral Isopod Ligia in Bermuda, Biol. Bull., vol. LXIII, No. 3, 1932.— 14. Barnes T. C., Further observations on the salt requirements of Ligia in Bermuda, Biol. Bull., vol. LXVI, No. 2, 1934.— 15. Barnes T. C., Salt requirements and orientations of Ligia in Bermuda, III, Biol. Bull., vol. LXIX, No. 2, 1935.— 16. Barnes T. C. Experiments on Ligia in Bermuda, VI, Reactions to common cations, Biol. Bull., vol. LXXVI, No. 1, 1939.— 17. Barnes T. C., Experiments on Ligia in Bermuda,

VII, Further effects of Sodium, Ammonium and Magnesium, Biol. Bull., vol. LXXVIII, No. 1, 1940.— 18. Berger Eva, Unterschiedliche Wirkungen gleicher Ionen und Ionengemische auf verschiedene Tierarten, Pflüger's Archiv, Bd. 223, H. 1, 1930.— 19. Colditz F. V., Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees mit besonderen Studien über das Zentrifugalplankton und seine Beziehungen zum Netzplankton der pelagischen Zone, Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 108, 1914.— 20. Cunnington W. A., The fauna of the African laces: a study in comparative limnology with special reference to Tanganyica, Proc. Zool. Soc. London, 1920.— 21. Helff O. M., Toxic and antagonistic properties of Na, K, Mg and Ca Ions on duration of life of Cambarus clarkii. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., vol. XXVI, 1929.— 22. Hutchinson G. E., The Magnesium Tolerance of Daphniidae and its Ecological Significance, Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 28, H. 1—2, 1932.— 23. Loeb J., Journ. Biol. Chem., vol. XXIII, 1915.— 24. Martin E. G. and Wilbur B. C., Salt antagonism in Artemia, Amer. Journ. Physiol., vol. LV, 1921.— 25. Page J. H., The toxity of monovalent and divalent cations for sea urchin eggs, Biol. Bull., vol. LVII, 1929.

THE ACTION OF THE WATER OF BALKHASH LAKE ON THE VOLGA-CASPIAN INVERTEBRATES

J. A. BIRSTEIN and G. M. BELIAEV

Chair of Zoology of the Invertebrates of the Moscow State University

Summary

1. The representatives of the Volga-Caspian invertebrate fauna cannot survive for a long time in Balkhash water.

2. A comparison of the action of high concentrations of Balkhash, Aral and Caspian waters shows that the first named is by far the most toxic.

3. The toxicity of Balkhash water is determined by its specific salt composition and in the first place by a higher content in potassium and magnesium ions uncompensated by corresponding antagonistic ions. This circumstance provides the explanation of the already noted in the literature of the question scarceness of the fauna of Balkhash Lake.

4. It is possible that in a recent period the salt composition of the Balkhash water was different and some Volga-Caspian invertebrates (Dreissena polymorpha) were able to inhabit it.

5. Successful acclimatization of Volga-Caspian invertebrates in Balkhash Lake seems doubtful and material for enriching the fauna of this lake should be sought for in some other reservoirs, with waters showing a similar salt composition.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ОПЫТЫ ПО ПИТАНИЮ DAPHNIA MAGNA

А. Г. РОДИНА

Гидробиологический отдел Зоологического института Академии Наук СССР

Разведение Cladocera в массовых количествах для нужд рыбного хозяйства наталкивается на ряд затруднений, вытекающих из неразрешенности вопроса об их кормовой базе. Поэтому выяснение всех сторон питания Cladocera, и в первую очередь дафний, как основного объекта разведения, имеет определенное значение.

Источниками питания для фильтраторов (Cladocera и Copepoda) считаются бактерии, детрит, водоросли и простейшие. Однако точных данных по всем этим видам пищи, за исключением бактерий, почти не имеется; в литературе накопилось значительное количество разноречивых наблюдений и заключений, являющихся результатом такой постановки опытов, где не были точно отграничены виды пищи.

Значение микробов в питании Cladocera твердо установлено работами последнего времени [1, 4, 5, 7, 8]. Бактерии являются полноценной пищей для рачков (при достаточном содержании в воде); бактерии, как показали наши опыты, одни обеспечивают нормальное развитие дафний [4, 5]. Н. С. Гаевская пришла даже к выводу, что D. magna вообще не могут существовать без бактериальной пищи [2].

Бактерии служат пищей и для более крупных водных животных [9]. Не менее ценными в пищевом отношении, чем бактерии, для дафний являются, по нашим данным, дрожжевые грибки (Torula), всегда находящиеся в водоемах.

Относительно других источников питания Cladocera — детрита, водорослей, простейших — данных, подтвержденных экспериментально, в литературе не имелось. Лишь тогда, когда настоящая работа была закончена, появилась статья Н. С. Гаевской, где она указывает, что чисто водорослевое питание не поддерживает существования D. magna; еще позднее появилась работа М. А. Кастальской-Карзинкиной, в которой автор подчеркивает пищевое значение водорослей, но в результате опытов, где не были исключены бактерии [3].

Детрит является тем источником питания Cladocera, определить значение которого путем точного эксперимента труднее всего. Неотъемлемой составной частью его является, как показали наши исследования, масса бактерий, умерщвление или удаление которых при попытках стерилизации детрита неизбежно должно изменить его питательные качества (мертвые бактерии не являются питанием для дафний). Сложность состава детрита, трудность выделения отдельных его компонентов, невозможность стерилизации его в целом, без изменения его питательных свойств, являлись моментами, заставлявшими подходить к решению вопроса о значении детрита в питании дафний косвенным путем. В настоящей работе, являющейся продолжением работы по питанию дафний микроорганизмами, мы пробовали решить этот вопрос путем экспериментального питания дафний теми элементами, из которых может слагаться детрит, т. е. органическим веществом растений и животным белком. В начале работы прежде всего была установлена питательная ценность детрита в целом. Для этого детрит собирался на оз. Коломенском (Калининская обл.) в стеклянные цилиндрические аквариумы емкостью до 30 л, которые подвешивались в озере на глубине 1,5 и 2,5 м. Полученный таким образом детрит оказался прекрасным питательным материалом, на котором дафнии прекрасно развивались. В этом случае растительные и животные остатки, входящие в состав детрита, как и бактерии, могли являться питанием для дафний в одинаковой степени или одни больше, чем другие. Поэтому дальнейшие опыты ставились с кормлением дафний взвесями той растительности, которая по отмирании могла войти в состав детрита. Анализ детрита, произведенный А. И. Горбуновой, показал, что растительные остатки составляют определенную часть — процент клетчатки и гемицеллюлез колебался от 8,43 до 11,45 на абсолютно сухое вещество детрита.

Для экспериментального кормления дафний растительными компонентами детрита был собран на оз. Коломенском Калининской области ряд водных растений, которые затем высушивались на воздухе. Эти высушенные растения растирались в

фарфоровой ступке в тончайший порошок, который просеивался через плотный газ и в таком виде шел для опытов. Небольшие количества этих растительных взвесей вносились в колбочки, содержащие или 50 см³ воды или то же количество навозной среды Banta [6], предварительно профильтрованной через свечу Шамберлена (марка В), после чего колбочки стерилизовались. В эти колбочки рассаживались бактериологически стерильные, вылупившиеся во время хода процесса стерилизации, дафнии. Стерилизация дафний производилась с риванолом по методу Гаевской [1] (в методику стерилизации внесены были лишь небольшие изменения). В большой части опытов дафнии предварительно перед помещением в колбочки измерялись в стерильных камерах Кольквица. За находящимися в колбочках дафниями во все время опыта велось постоянное наблюдение, отмечался момент их гибели, после чего производилось измерение погибших экземпляров и подсчет шкурок (последнее не во всех опытах). Ряд опытов был прерван до гибели дафний для рассмотрения под микроскопом как общего вида, так и кишечников подопытных организмов. Стерильность среды, в которой находились дафнии в опытах, контролировалась самым строжайшим образом,— высевы на МПБ делались через каждые 48 часов и после гибели подопытных экземпляров.

Серия опытов была поставлена для получения сравнительных данных по выращиванию дафний в разных условиях: 1) полного голодания, 2) при кормлении растительной взвесью (элодея), 3) при кормлении взвесью и бактериями и 4) в нормальных для лабораторного разведения условиях — в навозной среде Banta. Для этого стерильное потомство одной самки было рассажено по одному экземпляру в колбочки, содержащие перечисленные среды (по шести колбочек каждой среды).

В условиях полного голодания дафнии погибли в течение третьих суток во всех колбочках почти одновременно. При рассмотрении трупиков под микроскопом могла быть отмечена особенная прозрачность тела и стенок кишечника — кишечник был едва различим. В опытах, где дафнии имели для питания взвесь элодеи и взвесь элодеи с бактериями, они были извлечены для измерения и просмотра из первой пары колбочек через 7 дней, из второй через 10 и из последней через 14 дней. В эти же сроки производились измерения и контрольных экземпляров, находившихся в среде Banta. Размеры новорожденных дафний перед рассаживанием их были одинаковы: длина тела — 0,85 мм, ширина — 0,48, длина шипа — 0,4.

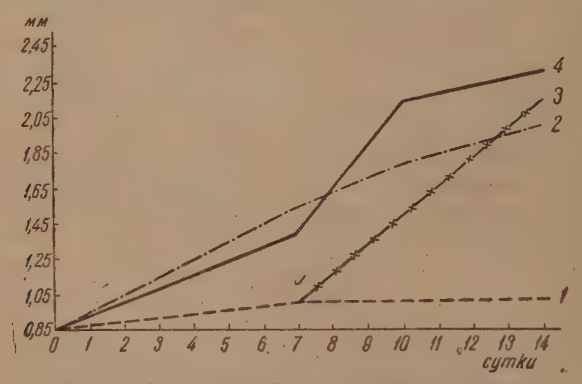


Рис. 1. Рост дафний в различных условиях

1 — вода со взвесью элодеи, *2* — вода со взвесью элодеи+бактерии, *3* — дафнии перенесены из среды 1 в среду Banta, *4* — контроль (среда Banta)

Эти опыты показали, какое отставание в росте происходит у экземпляров, получавших только растительную взвесь (рис. 1). Отставание в росте резко заметно уже в течение первой недели и еще усиливается во вторую. Перемещение одного подопытного экземпляра в колбочку (после измерения), куда были, кроме взвеси элодеи, добавлены бактерии, дало резкое усиление роста (рис. 1). Рост на взвеси элодеи + бактерии в первую неделю был даже выше, чем в контроле, но затем было некоторое, небольшое, правда, отставание. Отставание было и в отложении яиц.

Эти опыты тем не менее показали, что взвесь элодеи несомненно

используется в пищу даже в таком измененном виде (сушка и стерилизация), хотя одно такое питание не может обеспечить нормального роста и развития дафний. В условиях полного голодания дафнии погибли, как уже указывалось выше, на третьи сутки.

Большое количество опытов было поставлено с выращиванием D. magna на взвеси различных водных растений: Elodea canadensis, Potamogeton lucens, Polygonum amphibium, Phragmites communis, Scirpus lacustris, Nuphar luteum, Nymphaea candida, Equisetum limosum, Myriophyllum, Stratiotes aloides, Fontinalis. Часть экспериментов была поставлена на невской воде, часть на навозной среде Banta, предварительно лишенной бактерий фильтрованием через свечу Шамберлена.

За время опыта среда не менялась, т. е. дафния, помещенная в колбочку, оставалась в ней до момента своей гибели. Мы считали, что продукты обмена самой дафнии не могут накопиться в таких размерах, чтобы создать неблагоприятные условия для их жизни, так как величина подопытных экземпляров была ничтожна по сравнению с количеством среды (50 см³). Стерильность каждого опыта, как уже сказано выше, устанавливалась самым тщательным образом.

Только что вылупившиеся бактериологически стерильные дафнии, помещенные в колбочки, где единственным для них источником питания являлась взвесь растения, жили в них различное, более или менее значительное время. В большинстве случаев было отмечено увеличение размеров тела и редукция шипа. Дафнии проходили ряд линек.

При кормлении взвесью рдеста длительность жизни дафний не превышала в наших опытах 9 суток, в большинстве случаев равнялась 8. На взвеси водной гречихи (Polygonum amphibium) дафнии жили от 7 до 20 суток. Они, несомненно, использовали это питание. Во всех этих опытах дафнии проходили от двух до шести линек.

Получая элодею как единственный источник питания, молодые дафнии жили от 5 до 14 суток, в большинстве случаев увеличиваясь в размерах и проходя линьки. Редукция шипа могла быть отмечена во всех более длительных опытах.

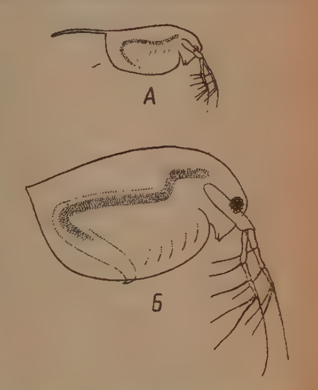


Рис. 2. Редукция шипа при кормлении взвесью камыша

А — дафния в возрасте 2 часов (длина шипа 0,43 мм), *Б* — та же дафния через 38 суток

Вид дафний, выращенных на взвесях рдеста, гречихи, элодеи, был одинаковым: окраска тела оказывалась очень бледной, наблюдалась особенная прозрачность, отложения запасных питательных веществ не было отмечено ни в одном случае. Размножения не было. Редукция шипа в длительных опытах была выражена очень резко — шип почти исчезал (рис. 2).

Замедленный рост, отсутствие размножения, указанный выше вид дафний, редукция шипа — все указывало на неблагоприятные условия существования вследствие такого недостаточного и лишенного витаминов питания.

При кормлении взвесями Phragmites communis, Scirpus lacustris, Nuphar luteum, Nymphaea candida, Equisetum limosum, Myriophyllum, Stratiotes, Fontinalis были получены результаты, аналогичные тем, которые наблюдались при кормлении рдестом, гречихой и элодеей, хотя химический состав растений неодинаков [1]. Наибольшая продолжитель-

[1] Так, по анализам А. И. Горбуновой, содержание общего азота в рдестах равно 2,94%, в тростнике всего 0,67% (М. А. Мессинева, А. И. Горбунова, Процесс разложения макрофитов пресноводных озер, рукопись).

ность жизни (38 суток) и наибольший рост были отмечены при даче в пищу взвеси камыша. Но и в опытах, где дафнии прожили на этом виде пищи 15 и 17 суток, размеры их были довольно значительными. Хорошие результаты были получены в одном опыте при кормлении взвесью Myriophyllum и в другом, где дафния находилась в стерильной фильтрованной среде Banta при наличии там взвеси Nymphaea candida. В первом случае дафния выжила 37 дней, во втором 32.

Во всех этих опытах наблюдалась одна и та же картина — дафнии жили различные сроки, увеличиваясь в размерах, но имели вид голодающих. Во всех случаях, где срок выживания был значительным, происходило уменьшение и даже полное исчезновение шипа (рис. 2). Размножение не наблюдалось при таком питании ни в одном случае.

Длительность жизни дафний при кормлении растительными взвесями увеличивалась, если вместо стерильной невской воды дафнии помещались в стерильную же среду Banta с взвесью того же растения (предварительно еще лишенную бактерий фильтрованием через свечу Шамберлена). Так, в этих условиях на взвеси рдеста в одном из опытов дафния прожила 33 дня, вместо 8—9 на невской воде, достигнув длины 1,38 мм при 0,84 первоначальной и ширины 0,81 (у только что вылупившихся — 0,47 мм) и почти утратив шип, длина которого вначале была 0,41 мм.

Увеличение продолжительности жизни наблюдалось и при замене взвеси из зеленых растений взвесью из разложенных экземпляров. Часть растений (рдест и гречиха) были собраны как зелеными, так и в стадии сильного разложения. Питаясь такими взвесями, дафнии жили значительно дольше, чем на взвеси того же вида, но взятой в зеленом состоянии. Так, на взвеси разложенного рдеста дафнии жили до 20 дней (на зеленом — 8—9), на взвеси сильно разложенных экземпляров гречихи — до 27 дней (максимальный срок жизни дафний при питании взвесью зеленой гречихи был 20 дней). Во всех этих опытах дафнии проходили линьки. Кишечники у всех подопытных экземпляров были наполнены, но окраски тела почти не было; дафнии имели обычный особенно прозрачный вид. Во всех случаях у них была отмечена редукция шипа.

Различие как в сроках продолжительности выживания, так и в достигнутых размерах при кормлении одним и тем же видом рдеста, но в различном состоянии указывало на лучшую усвояемость частиц растения, изменившегося под воздействием гнилостных и сбраживающих целлюлезу бактерий.

Эти опыты давали возможность предполагать, что в детрите, где растительные остатки, несомненно, находятся в состоянии сильного разложения, они используются рачками как источник питания. Замена воды фильтрованной средой Banta в этих условиях, т. е. при наличии взвеси из разлагающихся растений, не оказывала существенного влияния — сроки жизни дафний колебались почти в тех же пределах, рост не был более значительным — величина их не превышала тех размеров, какие дафнии достигали на водной среде.

Прибавление бактерий при питании порошкообразными взвесями растений приводило к нормальному развитию дафний,— они достигали нормальных размеров, шип увеличивался, окраска была розоватой, в организме отлагались запасные питательные вещества, дафнии давали потомство (в нормальные сроки или с некоторым отставанием). Так, например, через 37 суток дафнии достигли следующих размеров (табл. 1).

Особенно резкое различие представляет длина шипа (рис. 3). В то время как дафния, получавшая взвесь Myriophyllum и бактерии, увеличила свой шип, дафния, имевшая лишь взвесь Myriophyllum, почти

Таблица 1

	Размеры новорожденных дафний (мм)	Размеры дафний (мм) при питании	
		на взвеси Myriophyllum	на взвеси Myriophyllum + бактерии
Длина тела	0,85	1,88	2,39
» шипа	0,41	0,12	0,51
Ширина тела	0,45	1,07	1,64

утратила его. Недостаточность питания одной взвесью Myriophyllum сказалась и в том, что потомство в этом случае не было получено, несмотря на длительный срок жизни, в то время как при добавлении в пищу бактерий было получено за это время несколько поколений молоди. Следует отметить, что при кормлении бактериями производились

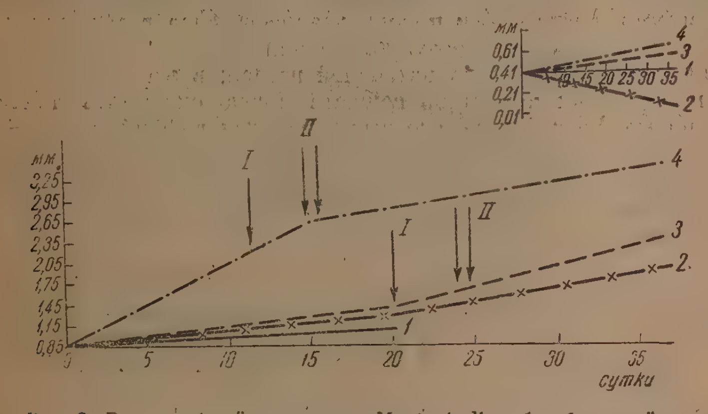


Рис. 3. Рост дафний на взвеси Myriophyllum без бактерий и с бактериями

1 и *2* — вода со взвесью Myriophyllum, *3* — вода со взвесью Myriophyllum + бактерии, *4* — контроль (среда Banta). *I* — первое поколение молоди, *II* — второе поколение молоди

пересадки подопытных организмов в свежую среду через каждые 72 часа, и молодь немедленно по вылуплении отсаживалась.

Опыты с кормлением элодеей были проведены до опубликования работы Н. С. Гаевской [2]. Полученные ею результаты (отмирание дафний в среде с измельченной элодеей в течение нескольких часов) резко расходились с тем, что наблюдалось в наших опытах. Возможно, что здесь могла иметь значение величина частиц — мы употребляли элодею, растертую в мельчайший порошок и просеянную через плотный газ. Могло иметь значение и количество вносимой взвеси. Н. С. Гаевская указывает, что «в среде, где имеется обильный стерильный детрит, ...животные погибают гораздо быстрее, чем при полном голодании»; следовательно, можно полагать, что в поставленных ею опытах были внесены значительные количества элодеи. С целью выяснить этот вопрос были поставлены добавочные опыты, где потомство одной дафнии, прошедшее обычную стерилизацию, было рассажено в колбочки, содержащие различные количества взвеси элодеи, начиная от 2 мг на 50 см³ воды до 256 мг. Наибольшая продолжительность выживания дафний была отмечена в колбочках с 4 и 8 мг взвеси (табл. 2), но и в колбах с 2 мг взвеси дафнии прожили от 8 до 10 суток, т. е. обычный

при кормлении элодеей срок. В тех колбочках, где количества элодеи превышали 8 мг, гибель дафний в первой серии была отмечена в течение первых же суток; во второй серии дафнии прожили от 2 до 4 суток.

Таблица 2

Развитие D. magna на различных количествах взвеси Elodea canadensis

	Серия	Количество внесенной взвеси в мг							
		2	4	8	16	32	64	128	256
Длительность жизни в сутках	I	10	11	3	Погибли в течение первых суток				
	II	8	14	14	3	2	4	2	2

Эти опыты показали, что количество внесенной элодеи имеет значение, как имеет значение и количество бактерий, как источника питания [4, 5]. При большой густоте даваемого корма степень поглощаемости его в силу ряда причин резко понижается, и дафния, как уже было показано нами в опытах с бактериями, голодает. При внесении больших количеств растертой в порошок элодеи, вода в колбочках после стерилизации имела вид настоя, более или менее сильно окрашенного в зависимости от количества внесенной взвеси; в этих случаях концентрация перешедших в раствор веществ могла оказывать токсическое влияние на молодых, только что вылупившихся дафний.

В колбочках, где дафнии имели небольшие количества элодеи, они увеличивались в размерах в таких же пределах, какие наблюдались в других опытах при кормлении элодеей. Данные первой серии опытов приведены в табл. 3.

Таблица 3

	Размеры молодых дафний в мм	Размеры дафний	
		через 10 суток при 2 мг элодеи	через 11 суток при 4 мг элодеи
Длина тела	0,94	1,04	1,07
» шипа	0,41	0,41	0,38
Ширина тела	0,57	0,64	0,63

Внешний вид дафний был таким же, какой обычно наблюдался при кормлении взвесями растений: тело, почти не имеющее окраски, очень высокая степень прозрачности его и хорошо заполненный кишечник.

Таким образом, лишь очень высокие концентрации взвеси в среде оказались токсическими для дафний. Небольшие же количества использовались в пищу, хотя одно такое питание и оказывалось недостаточным для нормального развития.

Значительно меньшее число опытов было поставлено с кормлением дафний белками. Первая серия опытов была поставлена с кормлением белками куриного яйца, но в этом случае (в условиях полной стерильности опытов) дафнии быстро погибали. Можно было бы предполагать, что дафнии не могут использовать в пищу этот вид белка, но вероятно причиной являлось то обстоятельство, что белок не был измельчен в такой степени, чтобы частицы его могли бы заглатываться новорожденными дафниями.

Другая серия опытов была поставлена с кормлением дафний рыбной икрой. Свежая икра окуня была предварительно сварена, затем растерта в фарфоровой ступке, протерта через довольно плотный газ и в та-

ком виде в небольшом количестве добавлена в колбочки с невской водой, после чего колбочки стерилизовались. Оказалось, что молодые, бактериологически стерильные дафнии, помещенные в возрасте 2—3 часов в эти колбочки, способны жить и развиваться на таком питании, несколько лучше даже, чем на растительных взвесях. В большинстве колбочек дафнии прожили 20 дней, и опыты были прекращены при полной их жизнеспособности. Длина тела достигала у отдельных экземпляров до 1,96 мм, чего не было ни в одном случае при питании на растительных взвесях, и не была ниже 1,76; кишечник имел нормальный вид. Однако редукция шипа могла быть отмечена и здесь. Не произошло за указанный срок и отложения яиц. Тем не менее эти опыты указывают, что белок рыбной икры может использоваться дафниями в качестве пищи.

Выводы

1. Растительные компоненты детрита используются дафниями в пищу. Длительные сроки жизни (33 дня на взвеси рдеста, 22 дня на взвеси тростника, 38 дней на взвеси камыша, 37 на Myriophyllum, 32 дня на взвеси кувшинки, 27 дней на взвеси гречихи) при полной стерильности опытов говорят о том, что частицы растений использовались дафниями в пищу. Увеличение размеров тела, наблюдавшееся при таком питании, также доказывает это.

2. Питание растительными взвесями не может обеспечить нормального развития дафний. Ни в одном случае даже при длительных сроках жизни не было получено потомство и не наблюдалось отложения яиц; во всех случаях была отмечена редукция шипа. Но следует принять во внимание, что опыт проводился в условиях полной стерильности, при отсутствии витаминов и на одном виде пищи.

3. Рыбный белок (как возможный компонент детрита) также может служить питанием для дафний, не обеспечивая, однако, нормального их развития в тех условиях, в каких он давался в опытах (простерилизованный, без какого-либо другого вида пищи).

4. Добавление бактерий в достаточном количестве к растительным взвесям обусловливает нормальное развитие дафний.

5. В ряде опытов, где невская вода была заменена навозной средой Banta, лишенной бактерий фильтрованием через свечу Шамберлена, была отмечена бо́льшая длительность жизни дафний по сравнению с находящимися в водной среде: это можно объяснить лишь использованием находящихся в среде растворенных органических веществ.

Литература

1. Гаевская Н. С., О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 6, 1938.— 2. Гаевская Н. С., О методах выращивания живого корма для рыб, Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром., вып. 3, 1940.— 3. Кастальская-Карзинкина М. А., Материалы по питанию дафний, Зоологический журнал, т. XXI, вып. 4, 1942.— 4. Родина А. Г., Роль бактерий и дрожжевых грибков в питании Cladocera, 1941 (в печати). — 5. Салимовская-Родина А. Г., Бактерии и дрожжевые грибки как пища для Cladocera, ДАН СССР, т. XXIX, № 3, 1940.— 6. Galtsoff P. S., Lutz E., Welch P. S., Needam J., Culture Methods for Invertebrates Animals, 1937.— 7. Stuart C. A. and Banta A. M., Physiol. Zoology, v. IV, No. 1, 1931. — 8. Stuart C. A. McPherson M. and Cooper H. J., Studies on bacteriologically sterile Moina macr. and their food requirements, Physiol. Zoology, v. IV, No. 1, 1931. — 9. Zobell C. E. and Feltham C. B., Bacteria as food for certain marine invertebrates, Contr. scripps. Inst. of Oceanogr., New Series, No. 40, 1937.

THE EXPERIMENTS ON THE FEEDING HABITS OF DAPHNIA MAGNA

A. G. RODINA

Department of Hydrobiology of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

Numerous experiments were done on feeding sterile D. magna with phyto-components of the detritus. The following dried water plants ground into the finest powder were used: Potamogeton lucens, Elodea canadensis, Polygonum amphibium, Phragmites communis, Scirpus lacustris, Nuphar luteum, Nymphaea candida, Eqisetum limosum, Myriophyllum, etc. Young daphniae hatched during the process of sterilisation were put into test tubes with sterile water containing a sediment of dried plants. The Daphniae were kept under observation till the moment of their death. The experiments showed that daphniae feed on the sterile phyto-components of detritus. Some specimens lived up to 38 days when fed only on the sterile plant sediment. However, such a food supply is not sufficient for the normal development of daphniae. Fish albumen as a possible component of the detritus is also used by daphniae for their nutrition.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

О ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ИМАГО ВРЕДНОЙ ЧЕРЕПАШКИ

Д. М. ФЕДОТОВ

Институт эволюционной морфологии им. акад. А. Н. Северцова Академии Наук СССР

Работая во главе небольшой экспедиции Института эволюционной морфологии Академии Наук по изучению вредной черепашки — Eurygaster integriceps Put., приносившей, начиная с 1938 г., в целом ряде областей Европейской и Азиатской частей Союза огромный вред хлебам, я занимался наблюдениями над функциональным состоянием имаго этого насекомого. Работа экспедиции велась с начала октября 1941 г. по начало сентября 1942 г. в Узбекистане, а с конца сентября 1942 г. по сентябрь 1943 г. в северной Киргизии (Фрунзенская обл.).

В условиях юго-запада Узбекистана (Кашка-Дарьинская, б. Бухарская обл.), по нашим наблюдениям (Федотов, Арнольди, Передельский, Теплякова, 1942—1945 гг.), жизненный цикл вредной черепашки таков. В долинной зоне во второй половине марта начинается активная жизнь зимующих до того клопов, которая продолжается до конца мая — самого начала июня. На посевах пшеницы и ячменя сначала появляются клопы, зимовавшие тут же в долине, часто поблизости от полей. Затем начинается подлет клопов с горных зимовок. В горах зимует основная масса клопов, причем горные зимовки с максимальными плотностями клопов расположены в зоне от 1400 до 2000 м над ур. м., а с небольшими плотностями — до 2500 м над ур. м. Переход клопов от пассивной жизни к активной, вследствие такой разницы в высотной зональности мест зимовок, длится более двух месяцев. В течение апреля — мая происходит развитие нового поколения с массовым выходом имаго нового поколения в первой декаде июня (окрестности г. Шахрисябза). Во второй декаде июня происходит отлет черепашки с кормовых растений (посевы и дикие злаки) на летовку в горы (отроги Гиссарского хребта); часть клопов остается в долине, где и проводит пассивный период жизни до весны будущего года. Период летовки продолжается до середины сентября, когда он прерывается осенней активностью (или осенней миграцией), продолжающейся, примерно, до половины октября. Начало и конец осенней активности черепашки зависит от климатических условий области; в Узбекистане она начинается и кончается раньше, чем в Киргизии. Значительные массы черепашки в это время покидают неудобные места летовок и выбирают места для зимовки. После этого начинается период зимовки, который продолжается до весны будущего года, заканчиваясь, в зависимости от высотной зональности, как было сказано выше, раньше в долинной зоне, позже — в горах. После пробуждения активная жизнь черепашки продолжается немногим более двух месяцев на посевах и дикой растительности. Таким образом, развитие вредной черепашки — стадия яйца и личинок пяти возрастов — длится около двух месяцев (апрель — май), а имаго живут почти год, причем два месяца длится активная жизнь, около десяти месяцев — пассивная жизнь взрослого насекомого.

Было крайне интересно проследить функциональное состояние внутренних органов насекомого в разные сезоны года. Можно было ожидать высокую лабильность состояния внутренних органов вредной черепашки, гораздо более высокую приспособленность имаго сравнительно с личинками, живущими короткий срок и в лучшее время года.

Работа по изучению функционального состояния главнейших внутренних органов — кишечника, половой системы, мальпигиевых сосудов, жирового тела, трахейной системы, пахучих желез, отчасти мускулатуры — проводилась очень просто — путем анатомических вскрытий и изучения частей органов под лупой и бинокуляром. Клопы обычно исследовались сразу после возвращения с экскурсии, а также после содержания в неволе. Наблюдения также велись над поведением клопов в активный период жизни и в разное время года на местах летовок и зимовок в пассивный период. Было сделано 884 подробных анатомических анализа, не считая нескольких сот беглых вскрытий.

Несмотря на крайнюю простоту методики, отчасти вызванную трудными условиями работы в военное время, в отдаленных районах Узбекистана и Киргизии, круглогодичность наблюдений над внутренним состоянием вредной черепашки помогла найти немало нового и интересного в биологии этого насекомого, важного и для практики борьбы с этим вредителем.

Литература по влиянию климата на насекомых, в том числе и по влиянию на них температуры и влажности воздуха в природе и в условиях опыта, велика. Упомяну лишь книги Уварова, Шелфорда (Shelford), Уигглсуорса, Калабухова и работы Кожанчикова (1937), Ларченко, Лозино-Лозинского, Сахарова, Ушатинской, а также Джонсона (Johnson), Пэйн (Payne, 1926, 1927), Робинсона (Robinson, 1926, 1928), Найта (Knight, 1922), Букстона (Buxton, 1932), Бодина (Bodine, 1923), Финка (Fink, 1925).

Отмечу, что плодотворное эколого-гистологическое изучение насекомых было создано работами Ларченко, показавшей возможность прогнозов массового размножения на основании гистологического изучения тканей и органов, например клеток крови и жировых, с учетом влияния внешних факторов. Из доклада Ларченко в начале 1945 г. видно, что она применила свой метод и к вредной черепашке. Работа Финка дает физиологические картины внутреннего состояния насекомых во все периоды жизни, в том числе в период зимовки у жука (Leptinotarsa decemlineata).

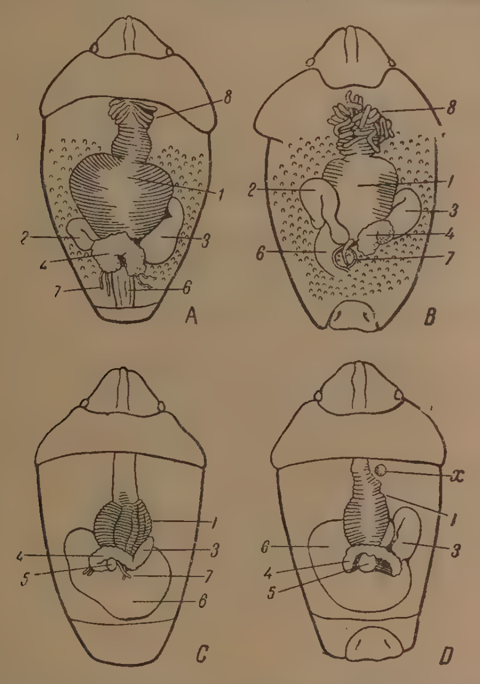
Однако работ, посвященных круглогодичным наблюдениям над состоянием насекомого в природе, очень мало, и это отмечается в литературе. Моя работа относится к таким немногим исследованиям и до известной степени отвечает шелфордскому физиологическому жизнеописанию организмов. Работа излагает результаты полевых морфофункциональных исследований, при которых не могло быть ни гистологических исследований, как у Ларченко, ни изучения обмена веществ, как у Финка.

Итоги моей работы сводятся к следующему:

1. Круглогодичными наблюдениями установлены высокая приспособленность и большая функциональная лабильность органов имаго вредной черепашки, чего и можно было ожидать априори, учитывая длительность жизни имагинальной фазы этого клопа, охватывающую все сезоны года. Это, вместе с высокой устойчивостью организации имаго и редкостью аномалий в строении, говорит о видовой устойчивости вредной черепашки.

2. Отлет черепашки летом с посевов и других кормовых растений для залегания на летовку определяется внутренним состоянием молодых имаго, что до этого лишь отчасти было подмечено Смольяннико-

вым. Отлет, ускоренный внешними неблагоприятными условиями, может вредно сказаться на перенесении клопами зимовки. Подготовка клопов к отлету состоит: 1) в доразвитии и укреплении органов и тканей молодых имаго, без чего невозможны дальние перелеты клопов с посевов на места залеганий; 2) в накоплении запасов пищи, которыми наполняется средняя кишка, и жирового тела, в количествах, необходимых на весь пассивный период жизни, что является одним из необходимых условий для благополучного перенесения зимовки (см. рисунок); 3) в доразвитии и наполнении секретом пахучих желез, играющих важную роль в жизни черепашки в периоды: а) отлета с посевов на места залегания, б) осенней миграции и в) весной после пробуждения, так как, повидимому, при помощи выделений этих желез облегчается ориентировка направления полетов и нахождения скопления клопов.



A — B — молодые имаго, взятые с посевов перед отлетом на летовку. Жировое тело изображено частично в виде кружочков. *A* — самка, *B* — самец. *C* — *D* — старые имаго, взятые весной с зимовки. *C* — самка, *D* — самец. *1, 2, 3, 4* — первый, второй, третий, четвертый отделы средней кишки, *5* — пилорус, *6* — задняя кишка (крайне раздутая водой у зимующих клопов, *C* и *D*), *7* — основные стволы мальпигиевых сосудов, *8* — слюнные железы, *X* — диапаузирующая личинка фазии

3. Наполнение первого отдела средней кишки, превращающегося в зоб или резервуар, массой пищи, главным образом крахмалом, которая хранится до весны будущего года, является важным приспособлением вредной черепашки, отличающим ее от ряда других клопов Pentatomidae и крайне редко встречающимся у насекомых. Стерильная среда в средней кишке (отсутствие микрофлоры) и почти полное отсутствие микрофлоры и в других отделах кишечника предохраняют пищевые запасы во время летовки и зимовки от брожения и разложения, вполне возможных в условиях климата Узбекистана и Киргизии и очень опасных для клопа.

Добавление у вредной черепашки к обычным для зимующих насекомых запасным веществам в виде жирового тела пищевой массы,

хранящейся в средней кишке, является не только приспособлением, важным для благополучного перенесения клопами периода пассивной жизни, но и фактором, способствующим плодовитости, а отсюда и массовому размножению вредной черепашки. Возникновению этого приспособления у вредной черепашки способствовала связь, установленная Арнольди, между эволюцией вредной черепашки как вида и эволюцией диких злаков с их кратким вегетационным периодом. Это могло обусловить появление у черепашки сравнительно краткого активного периода и очень длительного периода пассивной жизни. Это же обстоятельство подчеркивает значение наполнения средней кишки запасами пищи как фактора, играющего важную роль и в плодовитости вредной черепашки.

4. Мягкость климата Средней Азии способствует во время пассивной жизни черепашки с середины лета до весны будущего года (кроме периода холодового оцепенения) замедлению темпов усваивания части пищевых запасов и жирового тела, необходимого для поддержания жизни насекомого и для развития семенников. Большая часть запасных веществ сохраняется до весны и энергично расходуется в критическое время жизни клопа — в последние дни весеннего пробуждения и в первые дни открытой жизни. В это время запасы расходуются также и на развитие яичников, для полного созревания которых необходима свежая, зеленая пища.

5. В условиях климата Узбекистана возможны: 1) случаи открытого питания черепашки осенью до наступления состояния холодового оцепенения и после его прекращения и 2) питание под зимовочными укрытиями прорастающими растениями; но это имеет лишь вспомогательное значение.

6. Самцы покидают посевы летом с меньшими запасами жирового тела и пищи, чем самки (в отношении жирового тела это было также отмечено Смольянниковым). Это различие во внутреннем состоянии самцов и самок за время зимовки возрастает благодаря развитию семенников в течение периода пассивной жизни, в то время как яичники энергично начинают развиваться лишь в самом конце этого периода и в начале активной жизни (Теплякова). В итоге у самцов на зимовке полостной жидкости, жирового тела и запасов пищи в средней кишке становится значительно меньше, чем у самок. Отчасти это обстоятельство является причиной гораздо меньшей стойкости и большего процента гибели самцов в природе и неволе сравнительно с самками; однако, кроме того, вполне вероятна бо́льшая жизнестойкость самок от природы, что вообще присуще последним.

7. Другим важным приспособлением вредной черепашки является сезонная смена функции, или точнее — расширение функции задней кишки, которая у активного клопа из органа, быстро выводящего наружу фекалии и экскрет мальпигиевых сосудов, у зимующих клопов превращается в орган накопления и хранения фекалий и экскрета. Благодаря этому в дождливый период зимовки, особенно весной, когда клоп находится в условиях избытка воды в окружающей среде, задняя кишка раздувается водой в огромный пузырь. Этим 1) достигается устранение избытка воды во внутренней среде клопа и 2) вероятно, повышается холодоустойчивость насекомого благодаря связыванию воды массами фекалий и экскрета. Такое приспособление позволяет вредной черепашке, умеренному ксерофилу по Арнольди, благополучно выносить во время зимовки сильный избыток воды во внешней среде.

8. Менее приспособлена вредная черепашка к перенесению во время зимовки недостатка воды, к нарушениям ее внутреннего водного баланса. Его уменьшение, вызванное внешними условиями, обычно ведет к гибели клопов. Значительная гибель вредной черепашки весной во время весеннего пробуждения в долине и предгорьях, связанная

с суточными скачками температуры и влажности воздуха в горных зимовках в Узбекистане, объясняется, надо думать, функциональными нарушениями в ряде органов и, вероятно, в первую очередь нарушениями функции трахейной системы. Смерть клопа протекает в условиях катастрофического снижения количества воды в теле насекомого и некроза внутренних органов в условиях резкого подсыхания.

9. Причиной массовой гибели зимующей черепашки в долинной зоне северной Киргизии было действие низких отрицательных температур воздуха, которым предшествовали оттепели с таянием снегового покрова, на ткани и органы клопов; низкие температуры вызывали гибель насекомых при явлениях некроза их тканей и органов, превращавшихся в распадающуюся жидкую массу.

Приспособительные изменения во внутренних органах и их функциях возможны при известных пределах колебания условий внешней среды. Вредная черепашка, не обладая высокой холодоустойчивостью, не в состоянии переносить резких суточных скачков температуры весной и низких отрицательных температур при обнажении от снега зимовочных укрытий. В связи с этим у вредной черепашки надо ожидать проявлений приспособлений экологического характера, например выбора ею мест зимовок, хорошо защищенных от резких изменений температуры и влажности.

10. Относительно устойчивая инактивность внутренних органов вредной черепашки, не исключающая однако заторможенного функционирования органов и обмена веществ, устанавливается не сразу после залегания клопов на летовку, а, повидимому, лишь после осенней активности с переходом на зимовку. Этим надо объяснить малую стойкость молодых имаго, взятых с посевов и с летовки, и гибель их в неблагоприятных условиях неволи. Они гибнут быстро и в массовом количестве от крайнего истощения вследствие черезчур энергичных, незаторможенных обмена веществ и расходования запасов жирового тела и пищи, сделанных на зимовку. Клопы же, взятые с зимовки, даже в конце ее, казалось бы сильно изнуренные длительной зимовкой, гораздо более стойки, чем молодые имаго. Они хорошо выносят неволю, могут жить в ней более двух месяцев, причем обмен веществ и расходование и без того уже сильно израсходованных запасов жирового тела и пищи протекают у них крайне замедленными темпами, под тормозами, установившимися у них к зимовке. В этом можно видеть также проявление одной из особенностей закалки вредной черепашки к зимовке осенью, установленной для ряда других насекомых.

11. Клопы спариваются весной, вскоре после перехода к открытой жизни, в истощенном состоянии, с сильно израсходованными прошлогодними жировым телом и запасами пищи или с ничтожным количеством свежей пищи в кишке. Вообще весной нередко спаривание клопов, особенно в горной зоне, происходит до наступления периода питания зеленой пищей, при наличии едва начинающих развиваться коротких белых яйцетрубочек. Позже, с установлением устойчивой, жаркой погоды и с развитием растительности, клопы хорошо отъедаются зеленой пищей и спариваются при наличии зрелых развитых яичников.

12. Исходным состоянием для численных соотношений полов у вредной черепашки надо считать 1 : 1. Однако эти отношения изменяются в разные моменты активной (Передельский) и пассивной жизни черепашки, как в сторону преобладания самцов над самками, так и наоборот. Но годовой баланс сводится в пользу самок; в Узбекистане самок было на 13,6%, в Киргизии на 21,2% больше, чем самцов. Это в основном (но не полностью) объясняется большей стойкостью и выживаемостью самок.

13. Отставание и разнобой в развитии семенников у самцов чере-

пашки, наблюдавшиеся в Киргизии, не связанные с определенными внешними условиями, можно считать внутренними отрицательными сдвигами, предвестниками начинающегося спада численности черепашки.

14. В условиях природы Узбекистана клопы, ранней весной питавшиеся дикой растительностью, откармливались на ней лучше, чем клопы на слабых, молодых посевах озими, в связи с чем у первых в это время яичники развивались сильнее. В Северной Киргизии клопы на дикой растительности весной оказывались плохо откормленными, очевидно в связи со слабым развитием последней. В Узбекистане, повидимому, нет заметных различий в упитанности молодых имаго, готовящихся к отлету на летовку, при развитии их на посевах или на дикой растительности. Но в Северной Киргизии почти 50% клопов, развивавшихся на диких злаках, к моменту отлета имели малое количество пищи в средней кишке и недостаточное количество жирового тела, т. е. были необеспеченными для зимовки.

15. Установленные круглогодичными наблюдениями изменения во внутреннем состоянии имаго вредной черепашки, выяснившие поведение самой черепашки, вызванное внешними условиями, и влияние внешних условий на внутреннее состояние клопов, важны не только для понимания биологии вредной черепашки, но и для практики борьбы с этим вредителем. Так, обследовав внутреннее состояние молодых имаго перед отлетом на летовку, можно летом сделать прогноз на ход инвазии в будущем году. Следующий прогноз можно сделать по состоянию летующих клопов в июле — августе. Далее прогнозы можно делать зимой и ранней весной, исходя из внутреннего состояния зимующих клопов; так, наличие среди зимующих клопов большого процента особей с пониженным внутренним водным балансом является показателем надвигающейся гибели клопов. Наблюдение над малой стойкостью молодых имаго сравнительно со старыми клопами может быть использовано для разработки химических мер борьбы с черепашкой в период, ближайший к отлету клопов с посевов, а наблюдения над установлением инактивности внутренних органов черепашки в период зимовки должны быть учтены для установления времени сборов клопов для биолабораторий по разведению теленомусов.

ON FUNCTIONAL CHANGES IN THE IMAGO OF EURYGASTER INTEGRICEPS PUT.

D. M. FEDOTOV

The A. N. Sewertzoff Institute for Evoluticnal Morphology of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The author reports the results of his all-round annual observations on the functional changes in the chief organs of the imago of Eurygaster integriceps Put. in normal surroundings, under the influence of affecting natural factors and in captivity, their adjustments to a number of conditions of aestivation and hibernation, the distinctions existing between males and females, the peculiarities of their internal condition during the aestivation and hibernation, the quantitative relations between the two sexes, the deviations in the development of males during the period of the beginning of depression, the differences in the preparation for hibernation of the insects developing on cultivated and wildly growing plants etc. The report shows also upon what grounds removed and near prognoses of the survival of Eurygaster integriceps Put. should be founded in aestivation and hibernation as well as prognoses of the size of the danger depending from it to the crops. The observations were conducted in 1941—43 in Uzbekistan and North Kirghizia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЫРАЩИВАНИЯ РАСПЛОДА В СЕМЬЯХ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ

Г. Ф. ТАРАНОВ

Институт пчеловодства (Бутово, Московской обл.)

Первые попытки подойти к изучению закономерностей роста численности пчел в семьях относятся к середине XVIII в. Реомюр (Réaumur, 1740) впервые пытался определить суточную кладку яиц маткой и считал ее равной 200. Позднее появились работы Берлепша (Berlepsch, 1846), Десборо (Desborough, 1855), Бальденспержера (Baldensperger, 1895), Дюфура (Dufour, 1901), Лециевского (1914), Брюнниха (Brünnich, 1922).

Первая значительная работа, построенная на большом фактическом материале, принадлежит Нолену (Nolan [8]). Он проводил периодические учеты расплода в семьях с помощью фотографирования сотов с расплодом. На основании учетов в 53 семьях в двух сезонах он пришел к выводу, что средняя суточная кладка яиц маткой в наиболее благоприятное время года не превышает 1500 яиц. Характеризуя сезонную яйценоскость маток, Нолен разделяет ее на три фазы: фаза начального расширения яйценоскости, фаза наибольшего расплода и фаза конечного сокращения. Эти фазы зависят в значительной степени от местных условий, погоды и от взятка. Общее количество воспитываемого в улье расплода определяется численностью рабочих пчел в семье, плодовитостью матки, запасами корма, пригодностью сотов и качеством утепления в улье. Нолен отмечает, что при наличии достаточного времени слабые семьи с хорошими матками могут к середине сезона хорошо развиться и использовать медосбор.

Тюнин [16] весь цикл жизни пчелиной семьи разделяет на четыре периода. 1) подготовительный период, 2) период собственно роста семьи, 3) вывод рабочих пчел для зимы, 4) зимний период. Тюнин приходит к выводу, что через месяц после начала весеннего лёта пчел все перезимовавшие рабочие пчелы заменяются пчелами, выведенными весной.

Нолен (1932) сравнивает развитие пчелиных семей, образованных из пчел, присланных с юга без сотов (пакетных пчел) в различном количестве от 0,5 до 2,25 кг. Через 12 недель число пчел в семьях выравнивается независимо от исходного количества пчел.

С 1934 г. работы по наращиванию пчел в семьях проводились в Институте пчеловодства (Б. М. Музалевский, Е. В. Арефьев, Г. Ф. Таранов, И. П. Цветков) и на Украинской опытной станции пчеловодства (Г. Ф. Таранов). Настоящая работа является попыткой представить основные закономерности выращивания расплода в семьях на основании всего имеющегося в нашем распоряжении, в основном еще неопубликованного, материала.

Методика

Измерение количества расплода в семьях само по себе не дает необходимых данных для суждения о том, с какой интенсивностью семья выращивает расплод и с какой быстротой она растет, так как размеры семей бывают весьма различны. Поэтому, одновременно с измерением расплода, надо определять еще и вес семей (характеризующий количество пчел в семье) и иметь возможность вычислить, какое количество расплода выкармливается на единицу (1 кг) живого веса пчел. Эти данные будут характеризовать интенсивность выращивания расплода.

Весь расплод, имеющийся в гнезде пчел, состоит из 1) яиц и личинок в открытых ячейках и 2) уже выкормленных предкуколок и куколок в запечатанных ячейках. Учет расплода в открытых ячейках представляет большие технические трудности; запечатанные же ячейки с куколками увидеть и подсчитать с любой необходимой точностью значительно легче. Поэтому во всех опытах измерялся только расплод в запечатанных ячейках. Так как развитие пчелы в запечатанной ячейке длится 12 дней, то все количество учтенного расплода превратится в ближайшие к учету 12 дней во взрослых пчел. Это дает возможность определить среднесуточный выход молодых пчел в течение ближайших 12 дней после учета.

Одновременно весь запечатанный в ячейках расплод представляет собой количество личинок, выкормленных за прошедшие 12 дней. Следовательно, эти данные мо-

гут характеризовать и среднесуточную выкормку расплода. Если предположить, что пчелы выводятся из всех яиц, откладываемых маткой (что бывает, повидимому, далеко не всегда), то данные учета запечатанного в ячейках расплода могут характеризовать среднесуточную кладку яиц маткой за предшествующие учету 12 дней. Если учитывать число расплода через каждые 12 дней, то можно подсчитать все число выкормленных в семье личинок (и соответственно выведшихся пчел) за любой интересующий нас отрезок времени.

Количество расплода во всех приводимых в работе опытах определялось путем подсчета количества квадратов размером в 5 × 5 см, занятых на каждой стороне сота расплодом в запечатанных ячейках. Для этого в пустую рамку натягивалась сетка из проволочек на расстоянии 5 см одна от другой. При осмотре семьи такую рамку с проволочками приставляют к соту и подсчитывают количество квадратиков, занятых расплодом. В квадрате 5 × 5 см помещается в среднем 100 ячеек, что облегчает последующий пересчет числа квадратов в число выкормленных личинок.

Вес пчел в семье определялся следующим образом. Рано утром или поздно вечером, когда все пчелы находятся в улье, их стряхивают с сотов через особую большую воронку в ящик. Часть пчел при встряхивании взлетает, но они сразу же возвращаются в улей и попадают в ящик вместе с пчелами, стряхиваемыми со следующих сотов. После взвешивания пчел высыпают обратно в улей. Матку на время взвешивания заключают в клеточку.

Собранный семьями мед определялся путем взвешивания отбираемых медовых сотов до и после откачки с них меда. Мед, оставшийся в гнездах, определялся путем взвешивания рамок (безменом) с последующим вычетом веса самой рамки в зависимости от возраста сота (от 0,2 до 0,5 кг). Количество меда на рамках с расплодом определялось путем измерения занимаемой им площади сота, имея в виду, что в квадрате 5 × 5 см запечатанного с обеих сторон сота содержится в среднем 90 г меда.

Выкормка расплода ранней весной

В сезоне 1941 г. на Никольской пасеке Института пчеловодства (Крапивенский район, Тульской обл.) были проведены массовые взвешивания пчел в семьях с одновременным учетом количества выкармливаемых в семьях личинок. Мы сопоставили число выкормленных пчел в течение 36 дней весеннего периода (учеты 16.V, 29.V и 10.VI) с количеством расплода в этих же семьях, выкормленного за 36 дней последнего осеннего периода (учеты 5.VIII, 14.VIII и 26.VIII).

Полученные данные (табл. 1) показывают, что имеется налицо довольно существенная связь между численностью осеннего и весеннего расплода в семьях (коэффициент корреляции $r = 0{,}49 \pm 0{,}13$ при степени достоверности $R = 3{,}76$). Следовательно, весенний расплод в значительной мере определяется количеством пчел, выкормленных в семьях в течение последнего месяца прошедшей осени.

Семьи были выставлены из зимовника 29.IV, но из-за неблагоприят-

Таблица 1

Связь между размерами осеннего и весеннего расплода (Никольская пасека, 1940—1941)

Осенний расплод (в сотнях)	Весенний расплод (в сотнях)								Σ
	10—29,9	30—49,9	50—69,9	70—89,9	90—109,9	110—129,9	130—149,9	150—169,9	
330—300	—	—	—	—	1	—	—	—	1
299—270	—	—	—	—	—	1	1	—	2
269—240	—	—	—	1	1	1	—	—	3
239—210	—	—	3	1	1	2	—	2	9
209—190	—	—	—	—	3	—	—	—	3
189—160	—	—	2	1	—	1	1	—	5
159—130	4	2	—	—	3	—	—	—	9
129—100	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Σ	4	2	5	3	10	5	2	2	33

ной погоды они облетелись весьма слабо. Первый учет, проведенный 16.V, показал, что в этот период никакой закономерной связи между количеством воспитываемых личинок и количеством пчел в семьях мы не находим ($r = -0{,}13 \pm 0{,}21$; $R = 1{,}48$).

Совсем другую картину мы получили по данным учета 24.V, когда во всех семьях уже началось энергичное выращивание расплода (рис. 1). Коэффициент корреляции между весом семей и количеством выкармливаемого ими расплода составляет $0{,}92 \pm 0{,}03$ при степени достоверности $R = 30{,}67$. Для семей весом от 0,2 до 1 кг количество выкармливаемого расплода прямо пропорционально весу семей.

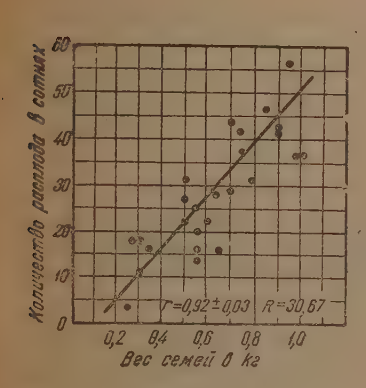


Рис. 1. Зависимость между весом семей и выкармливаемым расплодом (по учету 24.V 1941 Никольской пасеки Института пчеловодства)

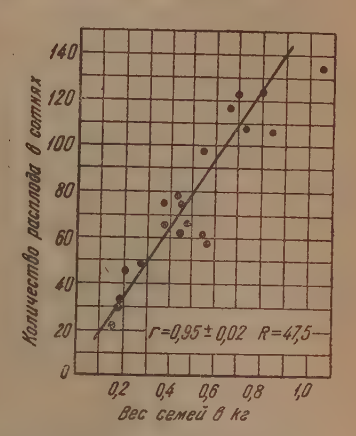


Рис. 2. Зависимость между весом семей и выкармливаемым расплодом (по учету 26. VI. 1941 Никольской пасеки Института пчеловодства)

Данные, полученные при учете 24.V, показывают, что в среднем 1 кг пчел за 12 дней выкармливал 4500 личинок или 375 личинок в сутки. Если принять, что в 1 кг содержится 10 000 пчел, то в среднем за жизнь пчелы (30 дней) на 1 пчелу падает 1,12 выкормленных личинки. Такая интенсивность выкармливания личинок может обеспечить в лучшем случае лишь поддержание веса семьи на его первоначальном уровне. При неблагоприятных же условиях весны вес семей даже несколько уменьшается (на 10—15%).

Третье взвешивание пчел и учет расплода были проведены 24—26.VI, через 35—40 дней после полного очистительного облета пчел (рис. 2). В это время старые, перезимовавшие пчелы уже полностью сменились молодыми (по Тюнину), и мы видим весьма тесную зависимость между количеством выкармливаемого расплода и весом семей ($r = 0{,}95 \pm 0{,}02$; $R = 47{,}5$). В среднем 1 кг пчел теперь выкармливал за 12 дней 15 440 личинок или 1 286 личинок в сутки. На одну пчелу за ее жизнь падает 3,85 выкормленных личинки.

Следовательно, после смены зимовавших пчел интенсивность выкармливания расплода молодыми пчелами возрастает в три раза, создавая этим предпосылки для быстрого роста семьи. В это время семьи весом до 1,2 кг выкармливают расплод в количестве прямо пропорциональном числу пчел.

Выкормка расплода во вторую половину весны

Во вторую половину весны, когда все пчелы в семьях полностью обновятся (заменятся молодыми) и вес семей станет превышать 1 кг, уже прямой пропорциональности между численностью пчел в семьях и

количеством выкармливаемого ими расплода мы не наблюдаем. Для этого периода характерны следующие положения, впервые подмеченные Б. М. Музалевским в 1934 г.

1. В семьях относительно меньшего размера на 1 кг пчел всегда приходится больше расплода, чем в семьях относительно больших.

Нами собраны данные учетов, проведенных на восьми пасеках в разные годы и в разных областях СССР (табл. 2). Из них видно, что в относительно больших семьях общее количество расплода заметно больше по сравнению с малыми семьями; однако интенсивность выращивания расплода (на 1 кг пчел) у них значительно меньше (в среднем в два раза). В табл. 2 приведены данные специальных опытов (последние два), когда с весны были организованы семьи с разной численностью пчел (от 0,5 до 4 кг). На Цурюпинском опорном пункте весь выкормленный расплод в этих семьях учитывался и отбирался. В результате семьи весом 0,5—1 кг выкормили в два раза больше расплода (на 1 кг пчел), чем семьи в 4 кг. На Майкопском опорном пункте выкормленный расплод не отбирали; количество его за всю весну в семьях весом 0,5 кг также в два раза превышает количество его в семьях весом 1,5 кг.

Таблица 2

Результаты учетов расплода и количества пчел в семьях разного размера (из рукописей отчетов, находящихся в библиотеке Института пчеловодства)

Место проведения учета	Дата учета	Количество учтенных пчелосемей	Средний вес пчелосемей (в кг)	Среднее количество печатного расплода на семью	Средняя суточная яйценоскость матки	Выкормлено расплода на 1 кг пчел
Украинская опытная станция пчеловодства, Харьковская обл. (1934)	22.IV	18	0,85	5 080	423	5 980
			1,13	4 410	367	3 900
			2,20	5 150	429	2 340
Тульская опытная станция пчеловодства (1929)	12.VII	22	0,4—0,6	2 904	242	5 556
			1,29	6 192	516	4 800
			1,86	6 192	516	3 504
			2,47	8 424	702	3 480
			3,00	8 195	683	2 736
Украинская опытная станция пчеловодства (1934)	15.VI	30	0,86	6 250	520	7 267
			1,57	8 950	745	5 700
			2,54	11 960	996	4 709
Институт пчеловодства, Московская обл. (1941)	10.VII	9	1,05	5 950	496	5 667
			1,47	6 200	517	4 218
			1,64	6 330	528	3 850
			2,23	8 550	713	3 384
Институт пчеловодства, Никольская пасека в Тульской обл. (1941)	24.VI	28	0,43	5 830	485	13 460
			0,72	10 770	897	14 890
			1,09	12 670	1 050	11 620
Институт пчеловодства, Тульская обл. (1931)	—	9	1,0	6 876	573	6 876
			2,0	7 504	625	3 752
			3,0	10 333	861	3 444
Цурюпинский опорный пункт, Одесская обл. (1935)	—	15	0,5	7 085	—	14 170
			1,0	10 880	—	10 880
			2,0	19 107	—	9 554
			3,0	26 910	—	8 970
			4,0	23 205	—	5 801
Майкопский опорный пункт (1936)	—	15	0,5	54 600	—	109 300
			1,0	73 600	—	73 600
			1,5	69 700	—	46 500

Просматривая данные учета, приведенные в табл. 2, можно заметить, что очень малые семьи (весом 0,4—0,6 кг) не всегда обеспечивают высокую выкормку расплода (см., например, учеты Тульской опытной станции за 1929 г. и Института пчеловодства по Никольской пасеке за 1941 г.). Объясняется это, возможно, тем, что очень малые семьи не могут обогреть достаточно большой площади сотов для расплода.

Приведенные данные показывают, что обнаруженное уменьшение интенсивности выращивания расплода по мере увеличения размера семей имеет место во все годы и во всех местностях.

2. Семьи пчел с весны сравнительно немногочисленны и растут быстро; но по мере увеличения размера семей относительная быстрота их роста уменьшается.

В табл. 3 приведены данные учета одних и тех же семей в течение сезона. Ясно видно, что с весны вес семей постепенно увеличивается, одновременно с этим возрастает и количество выращиваемого в семьях расплода; однако интенсивность выращивания расплода постепенно уменьшается.

Таблица 3

Результаты учетов расплода и количества пчел в семьях в течение весны

Место проведения учета	Количество учтенных пчело-семей	Даты учетов	Средний вес семей (в кг)	Количество расплода (в шт.)	Яйценоскость маток	Выкармливается расплода на 1 кг пчел
Тульская опытная станция пчеловодства (1929)	16	25.V	0,87	16 800	800	19 300
		15.VI	1,69	21 600	1 024	12 800
		2.VII	2,90	26 100	1 242	9 000
		22.VII	3,40	24 700	1 176	7 300
Кировский опорный пункт (1934)	10	13.V	1,55	6 140	512	8 427
		6.VI	3,33	19 500	1 625	6 002
		30.VI	5,65	13 100	1 092	2 660
		12.VII	5,58	13 900	1 158	2 760
Приморская опытная пасека, Приморский край (1940)	10	30.V	1,2	7 700	642	6 400
		11.VI	—	10 540	878	—
		23.VI	—	11 060	921	—
		6.VII	2,8	14 220	1 185	5 078

3. По мере роста семьи с весны в ней постепенно накопляются резервы пчел, которые не используются в семье для выращивания расплода и отбор которых не уменьшает темпа дальнейшего наращивания пчел.

Это положение непосредственно вытекает из первых двух. Подтверждают его и специально поставленные опыты. На Украинской опытной станции пчеловодства в 1933 г. в середине лета мы отобрали от 33 семей половину имевшегося у них запечатанного расплода; от 33 таких же семей расплода не отбирали. В результате оказалось, что отбор расплода вовсе не уменьшил хода дальнейшей выкормки личинок и роста семей по сравнению с группой, где расплода не отбирали.

Повторный опыт в 1934 г., когда от 10 семей отобрали по 0,5 кг молодых пчел, также подтвердил, что такой отбор не уменьшает дальнейшего выращивания пчел в семьях. Эти опыты показывают, что в достаточно больших семьях часть пчел не используется на воспитание расплода; в противном случае отбор пчел привел бы к уменьшению выкорма личинок в семьях.

Из приведенных положений вытекает важный практический вывод: если из отбираемого от семей излишка пчел и расплода формировать

новые семьи и снабжать их плодными матками, то на пасеке можно нарастить дополнительное количество пчел сверх того, что могут выкормить основные семьи.

Основываясь на приведенном выводе, Институт пчеловодства разработал прием для практического пчеловодства, заключающийся в периодическом отборе от семей части пчел и расплода, за счет которых формируются новые семьи. На рис. 3 приведены данные учетов выкормленного расплода в опыте, проведенном И. П. Цветковым, на Никольской пасеке института. В контрольной группе семей уход за пчелами строился, как обычно, на постепенном наращивании пчел в пределах той же семьи. В опытной группе периодически отбирался расплод от семей, из которого организовывались новые семьи. Данные о количестве новых семей и их медосборе приведены в табл. 4.

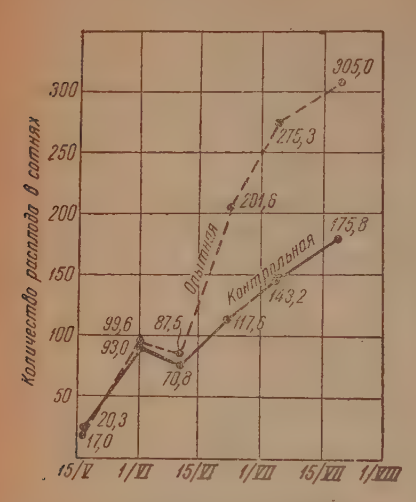


Рис. 3. Выращивание расплода в семьях подопытных групп (в среднем на исходную пчелосемью) на Никольской пасеке Института пчеловодства (1941)

Период выращивания пчел для медосбора

Выращивание пчел в семьях создает возможность накопления в гнездах больших запасов меда. Важно было выяснить, в какой мере медосбор семей зависит от количества выращенных в них пчел.

Для ответа на этот вопрос были обработаны данные учетов расплода, проведенных через каждые 12 дней в

Таблица 4

Результаты проверки разработанного Институтом пчеловодства приема по усилению наращивания пчел (получено в среднем на исходную семью пчел)

Группа	Выкормлено расплода за период выращивания пчел для медосбора (в шт.)	Организовано новых семей	Выделено воска (в кг)	Валовой медосбор	
				в кг	в % к контрольной группе
Бутовская пасека (1941)					
1. Контрольная	90400	0,5	—	33,5	100
2. С периодическим отбором расплода	120800	1,5	—	61,3	183
Никольская пасека (1941)					
1. Контрольная	62100	1,2	2,82	83,9	100
2. С периодическим отбором расплода	95225	3,5	5,41	158,7	189
Пасека Новосибирской опытной станции (1942)					
1. Контрольная	27400	0,6	1,6	64,8	100
2. Опытная; использованы для новых семей местные матки	56960	2,33	3,5	145,2	224
3. Опытная; использованы, кроме местных, выписные матки с юга	80600	4,11	4,2	201,8	311

течение всего сезона 1928 г. на пасеке Украинской опытной станции пчеловодства (учеты и обработка материала проведены совместно с С. А. Розовым). Прежде всего был сопоставлен медосбор нероившихся пчелиных семей с общим количеством расплода, выкормленного в семьях в течение всего сезона. Связь эта выразилась коэффициентом корреляции $r = 0{,}37 \pm 0{,}18$; $R = 2{,}00$. Связь положительная, но статистическая доказана с малой степенью вероятности.

В значительно большей степени медосбор зависит от количества пчел, выкормленных в семьях за всю весну (до начала главного взятка). Соответствующие данные приведены на табл. 5. Коэффициент корреляции $r = 0{,}54 \pm 0{,}15$ (степень достоверности $R = 3{,}58$). В данном случае имеется положительная достоверная связь, однако степень этой связи невелика.

Таблица 5

Зависимость между медосбором и количеством расплода, выкормленного в нероившихся семьях за всю весну (до начала главного взятка)

(пасека Украинской станции пчеловодства, 1928)

Медосбор (в кг)	Расплод (в сотнях) 240—278	279—317	318—356	357—395	396—434	435—473	474—512	513—551	552—590	591—629	630—668	Σ
40,9—38	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
37,9—35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
34,9—32	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
31,9—29	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2
28,9—26	—	—	—	—	2	—	—	2	1	—	1	6
25,9—23	—	—	1	—	—	—	2	—	1	—	—	4
22,9—20	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
19,9—17	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2
16,9—14	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3
13,9—11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0
10,9—8	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
7,9—5	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Σ . . .	1	1	1	0	4	2	2	5	5	0	1	22

Совсем в другом виде выступает зависимость между изучаемыми факторами, если сопоставить медосбор нероившихся семей с количеством личинок, выкормленных в семьях за период, высчитанный исходя из следующих соображений. На основании наблюдений над окрашенными пчелами Рёш (Rösch [11]) и Перепелова [10] установили, что средняя продолжительность жизни пчелы в летнее время составляет около 30 дней. Исходя из этого, можно вычислить, что самыми ранними пчелами, которые успеют хотя бы 6 дней поработать на главном взятке, будут те, которые вывелись из яиц, отложенных маткой за 45 дней до начала главного взятка (21 день развития, плюс 24 дня работы до начала главного взятка). С другой стороны, самыми поздними пчелами, которые застанут хотя бы 6 дней конца главного взятка, будут те, которые вывелись из яиц, отложенных маткой за 31 день до конца главного взятка (21 день развития плюс 4 дня работы в улье, плюс 6 дней работы в поле до окончания главного взятка). В промежуток времени между этими двумя вычисленными сроками развиваются пчелы, непосредственно работающие по использованию главного взятка.

Главный взяток в условиях пасеки Украинской опытной станции начинается 20.VI и заканчивается 15.VII. Легко высчитать, что пчелы, непосредственно работающие по сбору меда во время главного взятка,

выращиваются из яиц, откладываемых маткой в период с 6.V по 14.VI (рис. 4). Пчелы, выведшиеся из яиц, отложенных до 6.V, в основном погибают еще до начала главного взятка; выведшиеся же из яиц, отложенных после 14.VI, будут способны работать в поле тогда, когда взяток уже закончится. Этот период (в данном случае с 6.V по 14.VI) удобно назвать периодом выращивания пчел для медосбора.

Для выяснения правильности такого рода расчетов и определения степени зависимости медосбора от выращенного расплода за период с 6.V по 14.VI мы использовали те же учеты, проведенные на пасеке Украинской опытной станции пчеловодства. Результаты приведены на табл. 6. Коэффициент корреляции $r = 0{,}80 \pm 0{,}082$; $R = 9{,}76$.

Таблица 6

Зависимость между медосбором нероившихся семей и количеством личинок, выкормленных за период выращивания пчел для медосбора (с 6.V по 14.VI) (пасека Украинской станции пчеловодства, 1928)

Расплод (в сотнях)	Медосбор (в кг)												
	6—8,9	9—11,8	12—14,9	15—17,9	18—20,9	21—23,9	24—26,9	27—29,9	30—32,9	33—35,9	36—38,9	39—41,9	Σ
422—391	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
390—359	—	—	—	—	—	1	1	1	2	1	—	—	6
358—326	—	—	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—	3
325—294	—	—	—	1	—	—	2	1	—	—	—	—	4
293—261	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	2
260—229	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Σ	2	0	0	3	1	1	5	3	2	1	0	1	19

Медосбор пчелиных семей зависит еще и от количества расплода, имеющегося в семьях во время главного взятка. Если выделить семьи, имевшие одинаковое количество расплода во время главного взятка, то зависимость медосбора нероившихся семей от количества выращенного расплода за период с 6.V по 14.VI выразится коэффициентом корреляции $r = 0{,}97 \pm 0{,}025$, при степени достоверности $R = 36{,}8$ (табл. 7).

Повторно соответствующие учеты были проведены в 1940 г. на Никольской пасеке Института пчеловодства. Главный взяток в этих усло-

Таблица 7

Зависимость между медосбором нероившихся семей и количеством личинок, выкормленных за период выращивания пчел к медосбору (взяты семьи, имевшие одинаковое количество расплода во время главного взятка) (пасека Украинской станции пчеловодства, 1928)

Медосбор (в кг)	Расплод (в сотнях)						
	239—267	268—299	300—331	332—363	364—395	396—427	Σ
40—34	—	—	—	—	—	1	1
33—27	—	—	—	1	2	—	3
26—20	—	—	—	1	—	—	1
19—13	—	—	—	—	—	—	0
12— 6	1	—	—	—	—	—	1
Σ	1	0	0	2	2	1	6

виях был с 3.VII по 12.VII (с липы); соответственно этому период выращивания пчел для медосбора был с 19.V по 11.VII (рис. 4). Полученная зависимость между медосбором нероившихся семей и количеством вы-

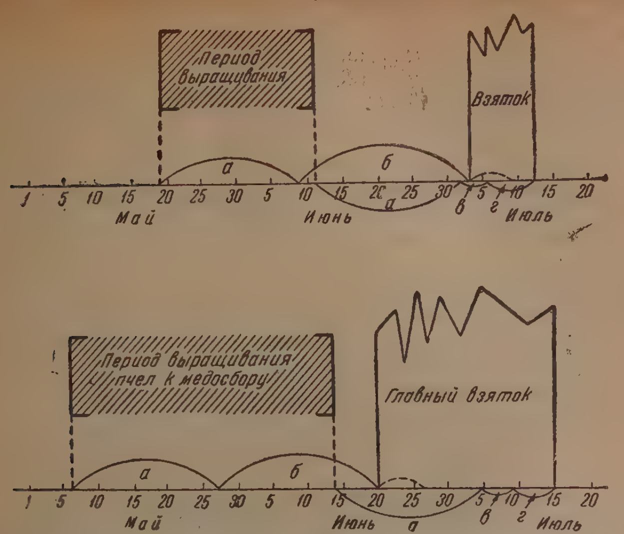


Рис. 4. Сроки периода выращивания пчел к медосбору, вычисляемые в зависимости от начала и конца главного взятка:
а — развитие пчелы (21 день), *б* — работа пчелы до взятка (24 дня), *в* — работа молодой пчелы в улье (4 дня), *г* — работа пчелы во время взятка (6 дней)

кормленного ими расплода представлена на рис. 5. Зависимость выражается коэффициентом корреляции $r = 0{,}95 \pm 0{,}03$ при степени достоверности $R = 33{,}67$ (об отклоняющихся точках, изображенных кружочками и крестиками, речь будет несколько позднее). Следовательно, медосбор нероившихся пчелиных семей, использующих одинаковую медофлору, прямо пропорционален количеству выращенного расплода за период подготовки пчел для медосбора.

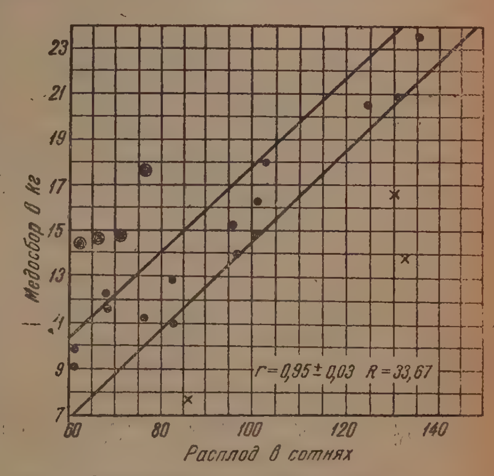


Рис. 5. Зависимость медосбора от количества расплода, выкормленного в семьях за период выращивания пчел к медосбору (данные учета Никольской пасеки Института пчеловодства, 1940)

Расплод во время главного взятка

Если семьи выкормили за период выращивания пчел для медосбора одинаковое количество расплода, то они должны собрать одинаковое количество меда. Однако выкормка расплода во время главного взятка также оказывает свое влияние на медосбор. По данным учета Украинской станции пчеловодства, мы выбрали группу нероившихся семей, выкормивших одинаковое количество расплода за период выращивания пчел для медосбора, и сравнили их медосбор с количеством личинок, выкормленных во время главного взятка (табл. 8). Обнаружена обрат-

ная зависимость ($r = -0,84 \pm 0,12$; $R = 7,2$), указывающая на достоверное уменьшение медосбора по мере увеличения количества расплода в семьях во время главного взятка.

Таблица 8

Зависимость между медосбором нероившихся пчелиных семей и расплодом в них во время главного взятка
(пасека Украинской станции пчеловодства, 1928)

Медосбор (в кг)	Расплод (в сотнях)				
	376—425	426—475	476—525	526—575	Σ
39,9—35	1	—	—	—	1
34,9—30	2	—	—	—	2
29,9—25	—	—	—	1	1
24,9—20	—	—	1	1	2
Σ	3	0	1	2	6

Эта зависимость также подтверждается учетами, проведенными на Никольской пасеке в 1940 г. На рис. 5 крестиками изображены семьи, в которых расплод во время главного взятка особо сильно возрос по сравнению с предыдущим периодом. Эти семьи резко отклоняются вправо от точек, характерных для большинства семей, т. е. эти семьи дали значительно сниженный медосбор. С другой стороны, семьи, в которых количество расплода значительно уменьшилось за время главного взятка (изображены кружочками), отклоняются влево; они дали более высокий медосбор по сравнению с другими семьями, нарастившими за период выращивания пчел для медосбора одинаковое количество пчел.

Причины подобной зависимости вытекают из изменения соотношения между ульевыми (молодыми) и полевыми (летными) пчелами в семье при большой и малой загрузках расплодом. Наличие большого количества расплода отвлекает значительную часть молодых пчел от их основной работы — приема и переработки нектара. Молодые пчелы при большом количестве расплода долго задерживаются на ульевых работах и не переключаются на сбор нектара в поле. Все это приводит к тому, что не все «летные резервы», накопленные в семье за период выращивания пчел для медосбора, используются непосредственно на собирании меда.

Выводы

1. Количество расплода, выкармливаемое в семье в ранневесенний период, определяется в значительной мере количеством пчел, выведенных в семье осенью ($r = 0,49 \pm 0,13$; $R = 3,76$).

2. В ближайшие недели после начала активной работы пчел численность пчел в семье обычно несколько снижается и наступает период, когда количество расплода в семьях строго соответствует весу семей ($r = 0,92 \pm 0,03$; $R = 30,67$). Однако интенсивность выкармливания расплода остается небольшой и обеспечивает только смену перезимовавших пчел молодыми.

3. После того как все старые перезимовавшие пчелы сменятся молодыми, также имеет место весьма тесная зависимость между количеством выкармливаемого расплода и численностью пчел в семьях ($r = 0,95 \pm 0,02$; $R = 47,5$). Однако интенсивность выкормки расплода значительно повышается, создавая этим возможность быстрого увеличения численности пчел в семье.

4. После того как вес семей начинает превышать 1 кг, интенсивность выкормки расплода постепенно уменьшается. С увеличением веса семьи до 3—4 кг интенсивность выкормки уменьшается в 2—3 раза.

5. В семьях, вес которых превысил 1 кг, начинает постепенно накопляться излишек пчел, которые не используются на выращивании расплода. Отбор этого излишка не уменьшает величины дальнейшей выкормки расплода. Из отбираемого излишка пчел можно формировать новые семьи, снабжать их плодными матками и получать дополнительный расплод и пчел сверх того, что могут выкормить основные семьи.

6. Медосбор пчелиных семей мало зависит от количества расплода, выкормленного в течение сезона ($r = 0{,}37 \pm 0{,}18$; $R = 2{,}00$); в большей степени он зависит от количества пчел, выкормленных за весь весенний период ($r = 0{,}54 \pm 0{,}15$; $R = 3{,}58$). Однако можно вычислить время, в течение которого развиваются пчелы, непосредственно работающие на медосборе. Для этого от начала главного взятка надо отнять 45 дней и от конца его — 31 день. Медосбор нероившихся пчелиных семей, использующих одинаковую медофлору, прямо пропорционален количеству расплода, выращенного в семьях за вычисленный таким способом период ($r = 0{,}80 \pm 0{,}082$; $R = 9{,}76$; для семей, имевших одинаковый расплод во время главного взятка, $r = 0{,}97 \pm 0{,}025$; $R = 36{,}8$; при повторной проверке в 1940 г. получено: $r = 0{,}95 \pm 0{,}03$; $R = 33{,}67$).

7. Большое количество расплода в семьях во время главного взятка отвлекает пчел от работы по медосбору. Поэтому медосбор нероившихся пчелиных семей обратно пропорционален количеству расплода, выращенного во время главного взятка ($r = 0{,}84 \pm 0{,}12$; $R = 7{,}2$).

На основании выявленных закономерностей разработан практический прием, заключающийся в периодическом отборе от семей части выкормленного расплода и молодых пчел и формирования из него новых семей с плодными матками. При испытании разработанного приема опытные семьи собрали в среднем (по данным за два года, на трех пасеках) по 141,8 кг меда и выделили по 4,4 кг воска; контрольные семьи дали по 60,7 кг меда и 2,2 кг воска.

Литература

1. Алпатов В. В., О развитии силы пакетных семей пчел, Пчеловодство, № 1, 1933.— 2. Арефьев Е. В., Опыт с форсированным размножением пчел с применением инкубации, Пчеловодство, №№ 3, 4—5, 1935.— 3. Берлепш, Пчела и ее воспитание в ульях с подвижными сотами, рус. пер. под ред. А. М. Бутлерова, СПб., 1876.— 4. Brünnich, Archiv für Bienenkunde, No. 4, 1922. — 5. Leciejewski, Mathematische Grundlagen der Bienenzucht, Leipz. Bienenzeitung, Jahrg. 29, H. 7.— 6. Музалевский Б. М., Основные принципы размножения пчел, Пчеловодство, №№ 1, 4—5, 1934.— 7. Музалевский Б. М., Итоги опыта по искусственному размножению пчел, Пчеловодство, № 5, 1935.— 8. Nolan W. J., The brood-rearing cycle of the honeybee, 1924 (краткий реферат Михайлова помещен в Опытной пасеке, № 1—2, 1929).— 9. Отчеты о работе Приморской опытной пасеки (1940), Майкопского опорного пункта (1936), Кировского опорного пункта (1934), рукописи в библиотеке Института пчеловодства.— 10. Перепелова Л. И., Материалы по биологии пчелы, I. Работа пчел в улье, Опытная пасека, №№ 11, 12, 1928.— 11. Rösch G. A., Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat, Sonderabdruck aus Ztschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 2, H. 6, 1927.— 12. Таранов Г. Ф., Дополнительные матки весной повышают темпы наращивания пчел, Пасечник, № 7, 1935.— 13. Таранов Г. Ф., Теория роста пчелиной семьи и практические выводы из нее, Пчеловодство, № 7, 1936.— 14. Таранов Г. Ф., Способы увеличить наращивание пчел в семьях (на укр. яз.), Сборник научных работ Украинской опытной станции пчеловодства, Киев, Сельхозиздат, 1938.— 15. Тюнин Ф., Материалы по биологии пчелиной семьи, Пчеловодное дело, № 4—5, 1923.— 16. Тюнин Ф., Развитие силы семей пчел. Опытная пасека, № 3, 1926.— 17. Цандер Е., Жизнь пчел, Москва, Новая деревня, 1924.

THE LAWS GOVERNING PROPAGATION IN THE FAMILIES OF MELLIFEROUS BEES

G. F. TARANOV

Institute of Apiculture, Butovo, Moscow Region

1. The number of progeny fed in a family in the early Spring period is determined to a considerable degree by the number of bees, bred in the family in the preceding Autumn ($r = 0.49 \pm 0.13$; $R = 3.76$).

2. During the first few weeks after the beginning of the active work of the bees the number of bees in a family usually decreases a little and a period ensues, when the quantity of progeny fed in the family is in strict correspondence with the total weight of the family ($r = 0.92 \pm 0.03$, $R = 30.67$). However the intensity of the feeding of the progeny remains low and provides only for the relay of the hibernating bees by young ones.

3. After the place of all the old bees which had hibernated has been taken by young bees the correlation between the quantity of progeny fed and the numbers of bees in the family remains most close ($r = 0.95 \pm 0.02$; $R = 47.5$). However, the intensity of feeding of the progeny rises considerably reaching 3.85 larvae per 1 bee in the course of its whole life, and in this way the possibility of a speedy increase of the numbers of bees in the family is created.

4. After the weight of a family rises in excess of 1 kg the intensity of progeny feeding gradually sinks. With the weight increase of the family to 3—4 kgs the intensity of progeny feeding decreases 2—3 times.

5. In families the weight of which has already exceeded 1 kg there begins to accumulate an excess of bees which are not utilized for the feeding of the progeny. The elimination of these excess bees does not affect the value of the proceeding feeding of progeny. At the same time these excess bees may be use for the formation of new families by supplying them with propagating queens, and in this way an additional breeding of bees over and above what is bred by the initial families may be obtained.

6. The honey yield of bee families depends but little on the total quantity of bees bred in them during the season ($r = 0.37 \pm 0.18$; $R = 2.00$); it shows a greater dependence on the number of bees, bred during the entire Spring period ($r = 0.54 \pm 0.15$; $R = 3.58$). It is possible, however, to calculate the time during which the bees develop, which work directly for the collection of honey. To do this one must substract 45 days from the beginning of the main period of collection and 31 day from its end. By registering the ammounts collected it has been established that the honey yield of bee families is in direct proportion to the quantity of progeny, bred in the families in the course of the period calculated in the way indicated above ($r = 0.80 \pm 0.082$; $R = 9.76$) for families which had an identical progeny in the course of the main collection; $r = 0.97 \pm 0.025$; $R = 36.8$; these figures were checked again in 1940 and the values found were $r = 0.95 \pm 0.03$; $R = 33.67$).

7. A high quantity of progeny in the families during the period of the main collection diverts the bees from their productive work. Therefore the honey yield of bee families is in inverse proportion to the quantity of progeny bred in the course of the period of main collection ($r = 0.84 \pm 0.12$; $R = 7.2$). On the ground of the laws thus established a practical method has been elaborated, consisting in the periodical elimination of a part of the progeny fed and of the young bees and the formations from them of new families with propagating queens. This method was tested and the experimental families collected on the average (according to the data for two years and three apiaries) 141.8 kgs of honey and excreted 4.4 kgs of wax; control families produced only 60.7 kgs honey and 2.2 kgs wax on the average.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

АККЛИМАТИЗАЦИЯ РЫБ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ОБИ

Б. Г. ИОГАНЗЕН

Кафедра ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета

Интродукция в Западную Сибирь новых видов рыб началась с середины XIX в., с переселения из бассейна р. Волги на восточный склон Урала леща [19]. Первый опыт переноса в систему Иртыша европейского гидробионта был предпринят с узколапым раком еще в 1805 г. [12]. В дореволюционное время рыбоводно-акклиматизационные работы получили особенно широкое развитие в Зауралье, начиная с 1907 г., когда там начал свою деятельность И. В. Кучин. После революции эти работы приобрели значительно больший размах: ставятся опыты интродукции ряда новых объектов, возрастает масштаб посадки, помимо Зауралья ведутся работы в Барабинской степи, Хакассии, на оз. Зайсане и т. д.

Исследования И. Н. Арнольда, Е. А. Заринской, Б. Г. Иоганзена, П. Л. Пирожникова, А. В. Подлесного, Б Г. Чаликова и других биологов явились базой для практического осуществления соответствующих мероприятий.

В настоящее время необходимо, учтя имеющийся почти столетний опыт, определить наиболее перспективные объекты разведения, работа с которыми могла бы дать быстрый хозяйственный результат.

В Западной Сибири проводились довольно большие работы по интродукции в местную ихтиофауну новых представителей. Работы затрагивают 11 видов рыб, представленных 17 формами (считая гибриды), и один вид ракообразных (речной рак). Основные результаты этих работ, в проведении которых принимал известное участие автор статьи, вкратце сводятся к следующему.

Salmo salar L. В 1891 г. в речку Кыштым были выпущены мальки лосося, форели и сига, которые затем спустились в оз. Иртяш. И. В. Кучин в 1912 г. также выпускал мальков лосося в ряд озер и прудов Зауралья. Во всех случаях некоторое время в местах пуска наблюдалась молодь лосося, но в дальнейшем опыты не дали ожидаемых результатов. Причина неудачи кроется в полном игнорировании биологии рыбы, так как проходного лосося пытались развести в замкнутых водоемах. В 1936 г. в оз. Тургояк выпущено 1,2 млн. штук икринок озерного лосося [21], но результаты этой посадки остаются пока неизвестными.

Salmo trutta m. fario L. Попытки разведения в Зауралье ручьевой форели были предприняты до революции, но больших результатов не дали. Известно, что из оз. Аракуль, куда форель была выпущена, она ушла в его притоки и там размножается. Интродукция форели в водоемы Хакассии, предпринятая в 1931 г., не удалась. Одна из причин малой эффективности работ с форелью, при наличии в горных районах Западной Сибири большого количества форелевых речек, кроется в биологических препятствиях для размножения этой рыбы (уничтожение икры и молоди местными рыбами и пр.). Правильного форелеводства, которое может дать лучший результат, пока здесь еще нет.

Salmo irideus Gibb. Американская радужная форель интродуцировалась И. В. Кучиным в Зауралье в 1913 г. Результат отрицательный. При организации настоящего фореледовства должна быть испытана вновь.

Salvelinus lepechini Gmel. Подобно предыдущей испытывалась без особого успеха в Зауралье. Опыты с палией, как и с форелями, должны быть повторены на другой основе: этих рыб следует разводить в специальных прудах, с искусственным кормлением.

Stenodus leucichthys Güld. После удачного искусственного оплодотворения икры белорыбицы и постройки в 1908 г. в Уфе специального рыбоводного завода, И. В. Кучин неоднократно пытался развести эту проходную рыбу в прудах и рудничных карьерах Зауралья. Белорыбица выживает в замкнутых водоемах, хотя и с сильным замедлением роста [10].

Oncorhynchus keta infrasp. autumnalis Berg. Осенняя форма амурской кеты была выпущена весной 1932 г. и 1933 г. в р. Катунь в количестве до 3 млн. мальков [5, 4]. После выпуска никаких сведений о залове кеты в Обском бассейне не имеется, хотя уже в 1936 г. можно было ожидать ее хода.

Coregonus lavaretus baeri Kessl. Волховской сиг послужил И. В. Кучину первым объектом из сиговых, работа с которым в Зауралье дала быстрый положительный результат. Вместе с тем завоз волховского сига на Урал до 1917 г. был произведен лишь дважды и всего в количестве 119 000 икринок [15]; после революции этот сиг за Урал не вводился совершенно. В озерах Зауралья, куда выпускался волховской сиг, он акклиматизировался, но промысловый эффект нигде не получен. «Видимо, условия для его размножения неблагоприятны» [2].

Coregonus lavaretus ludoga Pol. Ладожский сиг лудога ввозился на Урал с 1925 по 1933 г., причем посадка производилась в 12 озер; в 1931 и 1932 гг. произведен высев икры в оз. Большое в Хакассии. Сиг акклиматизировался в озерах, где посажено было более 1900 штук икринок и личинок на 1 га (оз. Банное, Большое, Иткуль, Таватуй, Толкас). Во всех этих озерах рост его значительно превышает таковой в Ладожском озере. Шестилетний сиг в оз. Большом имеет длину тела по Смитту 42 см (в Ладожском озере — 37,9 см) и вес 1047 г. Большого промыслового значения в новых месторождениях лудога еще не приобрела.

Coregonus lavaretus maraenoides Pol. В 1912 г. в оз. Синару на Урале И. В. Кучиным было выпущено около 500 личинок чудского сига, а в 1914 г. еще 6100 штук. Уже через несколько лет обнаружились положительные результаты этой посадки, но только после революции началось широкое заселение озер Зауралья этим ценнейшим в акклиматизационном отношении сигом. С 1924 по 1929 г. на Урал ввозится с Чудского озера более 10 млн. оплодотворенных икринок сига, в дальнейшем же интродукционная работа ведется на местном материале, получаемом на озерах Синаре (с 1929 г.) и Тургояке (с 1932 г.). Вследствие этого не только возрастает объем работ с икрой (только с 1930 по 1935 г. засеяно около 50 млн. икринок), но и становится возможной пересадка взрослого сига.

Интродукция чудского сига производилась более чем в 30 озер Зауралья и в оз. Сармаголь в Хакассии. Биологический эффект (успешное размножение) получен в половине озер Зауралья, хозяйственный — в Б. Каслях, Тургояке, Синаре и некоторых других. Срок наступления натурализации (состояние, когда акклиматизат не только живет и размножается, но приобрел уже в новом местообитании и промысловое

значение) находится в определенной зависимости от величины посадки. Так например, сиг натурализовался при посадке:

2,7 шт./га	в оз. Синаре через		12—14 лет
134 »	» » » Б. Касли »		7—8 »
1912 »	» » » Тургояке »		6 »

В озерах Тургояке и Таватуе чудской сиг характеризуется весьма быстрым темпом роста, достигая в возрасте 4+ лет 1400 г (в Чудском озере — только 900 г). Кроме того, сиг становится здесь половозрелым в возрасте 3+ лет, т. е. на год раньше, чем на родине [1].

За счет акклиматизации чудского сига рыбопродуктивность олиготрофных озер (Тургояк) может быть повышена в три-четыре раза и доведена до 25 кг/га, причем сиг вступает в эксплоатацию через шесть-восемь лет после первого выпуска мальков, когда в массе начинают ловиться особи второй генерации. В эвтрофных озерах за счет акклиматизации сига рыбопродуктивность увеличивается не более чем в полтора раза.

Coregonus albula L. Европейская ряпушка была выпущена И. В. Кучиным в 1912 и 1913 гг. в озера Аракуль и Б. Касли; в 1929 и 1931 гг. произведена посадка еще в шесть Зауральских водоемов и оз. Круглое в Хакассии. Интродукция производилась икрою в последней стадии развития или личинками. В некоторых местах пуска ловилась впоследствии взрослая ряпушка, однако определенных материалов о ее акклиматизации не имеется.

В 1929 г. на Урал завезено 200 000 икринок гибрида чудского сига и ряпушки, высев которых произведен в озера Б. Ишкуль и Карматкуль [15]. Дальнейшая судьба гибрида остается невыясненной, хотя использование его в акклиматизационных целях, ввиду хорошего роста и раннего полового созревания [3], представляет несомненный интерес.

Coregonus albula infrasp. ladogae Pravd. Рипус впервые завезен на Урал в 1932 г. и стал промысловой рыбой в оз. Таватуе уже с 1936 г. В последующие годы ввоз икры рипуса продолжался, и заселение им Зауральских озер приняло большие размеры (высев произведен более чем в 20 озер, в количестве до 83 000 штук на 1 га). В 1939 г. икра рипуса засеяна в оз. Большое (Хакассия) и оз. Инголь (Ачинская группа). Рипус принадлежит к объектам, интродукция которых, при достаточном масштабе посадки, начинает давать хозяйственный результат до фактической акклиматизации этой рыбы в новом местообитании. В оз. Таватуе рипус становится половозрелым в возрасте 1+ лет (т. е. на год раньше, чем в Ладожском озере), достигая к этому времени 24 см длины по Смитту и 153 г веса [1].

Osmerus eperlanus eperlanus n. ladogensis Berg. Ладожская корюшка впервые завезена в Зауралье в 1930 г. Посадка произведена в 8 озер, в количестве 887—9239 икринок на 1 га. Несмотря на высокую величину посадки, интродукция корюшки положительного результата не дала. Возможно, что в отдельных озерах Зауралья корюшка и будет в конце-концов размножаться, однако 16-летний период работ с этой рыбой убеждает в том, что интродукция ее в Западную Сибирь не может дать быстрого хозяйственного эффекта. Ладожская корюшка представляет собой разновидность морской корюшки, живущую в крупных озерах (Ладожском и Онежском) и частично сохранившую наклонность к нерестовой миграции в реки. Во много раз меньшие по размеру озера Зауралья экологически не соответствуют потребностям этой рыбы, и потому интродукция ее сюда до сих пор успеха не имела. Более целесообразно поставить опыт акклиматизации в Западной Сибири озерной корюшки или снетка, широко распространенного в озерах бассейна Балтийского моря и верхней Волги.

Cyprinus carpio L. Сазан впервые был завезен в Зауралье в 1909—1910 гг., но операция прошла безуспешно. Значительно расширяются работы с сазаном в советское время. Начиная с 1927 г. производится посадка сазана в Зауралье (8 озер), Барабинские, Бурлинские, Карасукские и другие озера Западной Сибири, в Зайсан и даже в р. Иртыш у Семипалатинска (986 производителей в 1934 г.). В качестве племенного материала использовался сазан бассейнов рр. Волги, Урала и оз. Балхаш. Наилучшие результаты дала интродукция в озера Западной Сибири балхашского сазана. Посадка в 1935 г. 2415 штук в оз. Хорошее (3096 га, Бурлинская система Алтайского края) увенчалась быстрым успехом: сазан разошелся по всей системе прилегающих озер, ловится десятками центнеров и служит теперь объектом для массового заселения ряда водоемов Сибири (на базе Бурлинских озер создан специальный сазаний питомник). В других озерах, при посадке менее 0,4 шт./га, акклиматизация сазана значительно затягивается (например, в Сартлане популяция сазана стала достаточно плотной лишь через 15 лет). Распространенные среди мелководных западносибирских озер зимние заморы привели к гибели сазана в Чанах, где акклиматизация его началась вполне успешно [14]. В Бурлинских озёрах сеголетки балхашского сазана достигают 65 г, т. е. превышают в весе своих сверстников из более южных районов, что обеспечивает хороший рост сазана в последующие годы.

Культурный карп неоднократно служил объектом акклиматизации в естественных водоемах (первый опыт произведен И. В. Кучиным в 1912 г.; с 1928 г. в Зауралье произведено заселение до 20 озер; в 1928 г. карп пущен в оз. Сартлан), но произведенные опыты особого успеха не имели, хотя в ряде случаев карп не только хорошо рос, но и размножался. Лучшие результаты получены от правильного выращивания карпа в прудах. В течение последнего десятилетия заложены прочные основы для развития в Западной Сибири прудового карпового хозяйства [7, 8, 16, 20]. В Свердловской и Челябинской областях и в Красноярском крае созданы карповые питомники, которые выращивают сеголеток весом до 30 г, но не наладили еще систематического массового выпуска посадочного материала. Однолетняя культура карпа дает вполне хорошие результаты до 59° с. ш. в Зауралье и до 56,5° с. ш. (Томск) далее на восток [6].

На Урале летом 1936 г. проводились опытные работы по выращиванию сеголеток карпа и гибрида карпа с сазаном, позволяющие считать «гибрида более ценным объектом прудового хозяйства в местных условиях» [18]. В северных районах Западной Сибири следовало бы испытать холодостойкий гибрид карпа с тапараванским сазаном, который может оказаться там весьма перспективным.

Abramis brama L. Лещ явился первым объектом интродукции европейских рыб на восточный склон Урала. Пересаженный в 60-х годах прошлого века в Каслинские озера и Верхнеисетские пруды, лещ впоследствии самостоятельно распространился в бассейне р. Исети и вышел в систему Тобола, хотя этот процесс и протекал весьма медленно. О границах распространения леща в Обском бассейне свидетельствуют поимки одиночных экземпляров этой рыбы в 1929 г. у Кургана [13] и в 1924 г. у Тобольска [22].

В течение последних 15 лет проводилась довольно большая работа по разведению леща в Зауралье (примерно в 20 водоемах) и поставлен опыт интродукции его в Барабинские озера.

Во многих местах лещ акклиматизировался, но ловится в таком небольшом количестве, что о промысловом эффекте интродукции говорить не приходится. Присутствие в озерах ерша сильно затрудняет акклиматизацию этой рыбы (например, в оз. Убинском), и потому пуск

леща должен сопровождаться усиленным выловом местных сорных рыб.

Представляется целесообразным, наряду с проведением в производственном масштабе работ по интродукции уже проверенных перспективных рыб, поставить опыты с такими объектами, как озерный сырок, судак, снеток, уклея и некоторые другие.

Учитывая имеющийся опыт, при всех рыбоводно-акклиматизационных работах серьезное внимание должно уделяться биоэкологическому анализу исходного племенного материала, величине посадки и мелиорации водоемов, предназначенных для заселения новыми рыбами. Без соблюдения этих условий интродукционные работы либо обрекаются на полный провал, либо дают затяжную акклиматизацию без хозяйственного эффекта.

Подводя итоги проведенным в Западной Сибири рыбоводно-акклиматизационным работам, можно сказать, что наилучшие результаты получены с чудским сигом, ладожским рипусом, балхашским сазаном и культурным карпом (в прудовых условиях). В некоторых случаях дала хозяйственный результат интродукция сига-лудоги и леща. Нельзя считать доведенными до конца опыты с ладожской корюшкой и форелью. Попытки интродукции проходных рыб (лосося, белорыбицы, кеты) закончились неудачно ввиду игнорирования их биологических особенностей.

Литература

1. Алешин Г. В., Труды Урал. отд. ВНИОРХ, I, 1939.—2. Арнольди И. Н., Какую рыбу разводить в колхозных прудах, Свердловск, 1941.—3. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР, I, 1932.—4. Иоганзен Б. Г., Охотн. Сибири, 11—12, 1934.—5. Иоганзен Б. Г., Труды Зап.-Сиб. отд. ВНИОРХ, II, 1935.—6. Иоганзен Б. Г., Труды Биолог. ин-та при Томском гос. ун-те, VI, 1939.—7. Иоганзен Б. Г., Информ. бюллетень ВНИОРХ, 6, 1940.—8. Иоганзен Б. Г., Как увеличить добычу рыбы в колхозных водоемах, Новосибирск, 1941.—9. Иоганзен Б. Г., Соц. сел. хоз-во, 8, 1943.—10. Кучин И. В., Вестник рыбопром., XXX, 11, 1916.—11. Кучин И. В., Изв. ГГО, LXIII, 2—3, 1931.—12. Малахов М. В., Зап. Урал, ОЛЕ, XII, 2, 1890.—13. Меньшиков М. И., Труды Пермского биол. ин-та, IV, 3—4, 1932.—14. Некрашевич Н. Г., Труды Зап.-Сиб. отд. ВНИОРХ, I, 1934.—15. Подлесный А. В., Труды Урал. отд. ВНИОРХ, I, 1939.—16. Подлесный А. В., Прудовое рыбоводство в колхозах Сибири, Красноярск, 1941.—17. Ревнивых А., Труды Урал. отд. ВНИОРХ, I, 1939. — 18. Ревнивых А. И., Труды Урал. отд. ВНИОРХ, II, 1940.—19. Сабанеев Л., Жизнь рыб и рыболовство на Зауральских озерах, Москва, 1874.—20. Сборник «Рыбное хозяйство Урала», I, 1940.—21. Подлесный А. В. и Троицкая В. И., Труды Урал. отд. ВНИОРХ, II, 1941.—22. Чаликов Б. Г., Бюл. общ. изуч. края при Тобольском музее, I, 1927.

ACCLIMATISATION OF FISHES IN THE OB RIVER BASIN

B. G. JOHANSEN

Chair of Ichtyology and Hydrobiology of the State University of Tomsk

Summary

Summarizing the fish-breeding and acclimatization work done in Western Siberia, it may be said that the best results have been obtained with Coregonus lavaretus maraenoides Pol., Coregonus albula infrasp. ladogae Pravd., Cyprinus carpio L. and the domesticated carp (in ponds). In some cases economically significant results have been obtained with the introduction of the gwyniad (Coregonus,) of Coregonus lavaretus ludoga Pol. and of Abramis brama. The experiments with Osmerus eperlanus eperlanus n. ladogensis Berg. and salmon (Salmo trutta m. fario L.) cannot be considered as already completed. The attempts to introduce migratory fishes (the salmon-Salmo salar L., Stenodus leucichthys Güld., Oncorhynchus keta infrasp. autumnalis Berg.) have failed because the biological peculiarities of these species were not taken into consideration.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

О ЗАВИСИМОСТИ ЭЛЕКТИВНОСТИ ПИЩИ РЫБ ОТ ХАРАКТЕРА ЕЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НА ДНЕ

В. С. ИВЛЕВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

Экспериментальный анализ элективности питания животного показал значительную сложность этого явления и его зависимость от большого количества причин, заложенных как в самом питающемся индивидууме и связанных с конституционными особенностями и физиологическим состоянием последнего, так и в пищевом материале, живом или неживом, которым данное животное питается [2].

С другой стороны, нами найдено [3], что активное влияние на интенсивность питания оказывает характер распределения пищевого материала, а именно его агрегатность, определяющая, при прочих равных условиях, размеры рациона хищника.

В настоящей статье даются результаты опытов, поставленных с целью уяснить влияние степени агрегатности пищи на направленность и интенсивность процесса избираемости.

Напомним, что количественное выражение избираемости — индекс элективности, данный впервые Ларсеном (Larsen [4]) в виде отношения относительного значения данного компонента в природном пищевом комплексе (p_i) к относительному значению того же компонента в рационе хищника (r_i), Шарыгиным [5, 6] и нами [1] заменен его обратной величиной, как более рациональным выражением.

Однако после мы отказались от использования этого индекса [2], поскольку последний страдает рядом формальных дефектов: положительным значением при фактически нулевой и отрицательной элективности, не соответствующим изменениям индекса в положительной и отрицательной частях и пр., и применяли в качестве показателя элективности (E) зависимость типа:

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i},$$

устраняющую указанные дефекты.

Показателем агрегатности служит ζ — показатель находимый при помощи равенства:

$$\zeta = \sqrt{\frac{\Sigma\alpha^2}{n}},$$

где α — величины отклонений плотности пищевого материала в отдельных точках от средней плотности последнего в данном пространстве, n — количество произведенных измерений плотности [3].

Опыты ставились в больших кюветах (примерно 70 $\times$ 80 см). Слой воды равнялся 4—5 см, слой ила — 5—7 мм. Подопытными объектами служили сеголетки сазана (Cyprinus carpio) размером от 3,5 до 6 см.

В каждом опыте, как правило, участвовало 5 экз. Кормовым материалом являлись: 1) личинки Chironomidae, которые, чтобы не нарушать

характера распределения, фиксировались на месте при помощи тонких шелковинок, не мешающих, однако, рыбам заглатывать их; 2) Gammaridae, убиваемые перед началом опыта нагреванием; 3) мелкие экземпляры Dreissena и 4) неживой корм — денатурированная нагреванием и освобожденная от соединительнотканных прослоек икра осетровых.

Во всех случаях соотношение отдельных компонентов пищи было равным. Агрегатность достигалась путем размещения необходимого компонента или всего комплекса в виде одной концентрической агрегации с максимальной плотностью в центре и постепенным уменьшением последней по направлению к периферии. Влияние ζ-показателя в каждом случае находилось эмпирически, на основании учета плотности пищевого материала на 56 площадках, размером в 100 см² каждая.

Каждый опыт продолжался 2 часа, после чего рыбки вскрывались и анализировалось содержание кишечников. Предварительно было установлено, что при $t^\circ = 19—22^\circ$ в течение 2 часов не происходит разрушения отдельных пищевых объектов до такой степени, когда они могут оказаться неучтенными.

Перед каждым опытом подопытные экземпляры С. carpio не питались в течение 20—24 часов.

1. Первая часть опытов была поставлена с целью определить влияние агрегатности на степень избираемости тех или иных пищевых объектов, при одинаковой неоднородности распределения последних. Пищевой материал в этой части размещался таким образом, что вся агрегация представляла смесь различных компонентов, причем отдельные участки агрегации хотя и отличались по абсолютной плотности населения от других, но имели равные количества различных объектов Средняя плотность во всех опытах была равной.

Результаты этой серии даны в табл. 1 и на рис. 1.

Таблица 1

Влияние степени агрегатности на элективность пищи при одинаковом характере распределения различных компонентов

Пищевой материал	ζ = 0		ζ = 1,75		ζ = 3,59		ζ = 5,79		ζ = 8,14	
	r %	E	r %	E	r %	E	r %	E	r %	E
I. Chironomidae	41	0,24	48	0,32	55	0,38	62	0,43	69	0,47
II. Gammaridae	26	0,02	26	0,02	25	0	26	0,02	24	—0,02
III. Неживой корм	22	—0,06	18	—0,16	14	—0,28	8	—0,52	4	—0,72
IV. Dreissena	11	—0,39	8	—0,52	6	—0,61	4	—0,72	3	—0,79

При абсолютно равномерном распределении пищевого материала положительное значение показатель элективности принимает лишь для одного компонента — Chironomidae. Неживой корм и Dreissena обладают отрицательной избираемостью и Gammaridae — нулевой.

По мере увеличения агрегатности элективность Chironomidae возрастает, Gammaridae остаются нейтральными, и их относительное значение в рационе не изменяется, моллюски же и неживой корм приобретают еще более низкие показатели, причем неживой корм, при высоких значениях ζ-показателя, почти сравнивается по величинам E с Dreissena. Отсюда следует полагать, что равномерное увеличение агрегатности некоторого комплекса пищевых объектов имеет следствием более глубокое расхождение величин элективности при сохранении общей тенденции, намеченной при равномерном распределении пищевого материала.

Аналогичная картина наблюдалась нами при равномерном увеличении плотности всего пищевого комплекса [2]. Следовательно, и в этом случае оправдывается высказанное ранее предположение [3], что увеличение степени агрегатности, при неизменных плотностях, адэкватно увеличению концентрации пищевого материала.

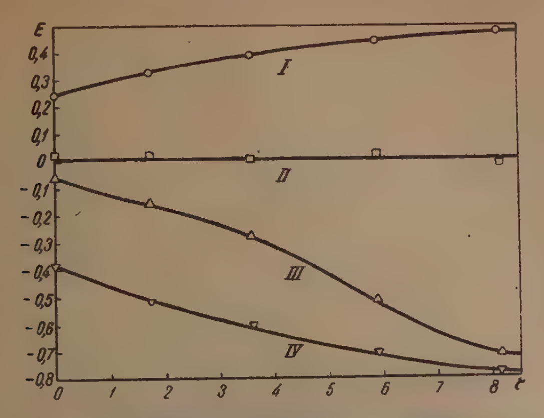


Рис. 1. Изменение избираемости (*E*) при одновременном увеличении агрегатности (ζ) пищевого комплекса

2. Следующая часть опытов имела назначение выяснить влияние агрегатности отдельных ингредиентов при неизменном состоянии прочих. Эта часть состояла из четырех серий, причем в каждой серии один из компонентов варьировался по степени агрегатности, остальные же были распределены равномерно. В первой серии варьировалось распределение Chironomidae, во второй — Gammaridae, в третьей — неживой корм и в четвертой — Dreissena.

В табл. 2 сведены данные, полученные для этого раздела работы. Произведенные для каждой серии значения ζ-показателя относятся лишь к указанным варьируемым ингредиентам. Поскольку изменение избираемости варьируемого ингредиента нарушает соотношение прочих составных частей рациона, то, как правило, иной характер распределения лишь одного компонента дает в результате новое сочетание показателей элективности.

В первой серии увеличение агрегатности Chironomidae приводит к соответствующему возрастанию показателя *E* для данной составной части пищи. Остальные ингредиенты пищевого комплекса естественно показывают непрерывное уменьшение элективности, причем Gammaridae, имевшие сперва положительную избираемость, вскоре приобретают отрицательное значение *E*.

Во второй серии, где варьировалось распределение Gammaridae, наблюдалась аналогичная картина: Gammaridae, по мере увеличения их агрегатности, получали соответственное большее значение в рационе, для других ингредиентов это значение постепенно снижалось; Chironomidae, правда, долго имели положительную избираемость и лишь при высоких значениях ζ-показателя для Gammaridae они также получили отрицательную величину *E*. Заметим, что в этом случае Gammaridae сперва стояли по избираемости ниже Chironomidae и лишь увеличение агрегативности первых, при неизменном распределении вторых, заставило эти ингредиенты поменяться местами.

Иная картина получена в третьей серии. Исходное значение варьируемого ингредиента (неживой корм) по степени элективности было почти нейтральным. Увеличение агрегатности данного пищевого ма-

Влияние на избираемость степени агрегатности одного ингредиента (подчеркнутого) при равномерном распределении прочих

		$\zeta = 0$		$\zeta = 1,8$		$\zeta = 5,3$		$\zeta = 7,6$		$\zeta = 9,6$	
		r %	E	r %	E	r %	E	r %	E	r %	E
1-я серия	Chironomidae	38	0,21	56	0,38	70	0,47	83	0,54	91	0,57
	Gammaridae	27	0,04	18	—0,11	13	—0,32	8	—0,51	5	—0,67
	Неживой корм	22	—0,06	16	—0,22	11	—0,39	6	—0,61	3	—0,79
	Dreissena	13	—0,32	10	—0,43	6	—0,61	3	—0,79	1	—0,92
		$\zeta = 0$		$r = 3,8$		$\zeta = 5,7$		$\zeta = 7,3$		$\zeta = 9,1$	
		r %	E	r %	E	r %	E	r %	E	r %	E
2-я серия	Chironomidae	38	0,21	34	0,15	31	0,11	26	0,02	24	—0,02
	Gammaridae	27	0,04	38	0,21	46	0,30	54	0,37	62	0,43
	Неживой корм	22	—0,06	18	—0,11	15	—0,25	13	—0,32	10	—0,43
	Dreissena	13	—0,32	10	—0,43	8	—0,51	7	—0,56	4	—0,72
		$\zeta = 0$		$\zeta = 2,4$		$\zeta = 4,9$		$\zeta = 7,0$		$\zeta = 9,3$	
		r %	E	r %	E	r %	E	r %	E	r %	E
3-я серия	Chironomidae	38	0,21	36	0,18	36	0,18	38	0,21	37	0,19
	Gammaridae	27	0,04	28	0,06	29	0,07	27	0,04	28	0,06
	Неживой корм	22	—0,06	21	—0,09	21	—0,09	23	—0,05	21	—0,09
	Dreissena	13	—0,32	15	—0,25	14	—0,28	12	—0,35	14	—0,28
		$\zeta = 0$		$\zeta = 2,5$		$\zeta = 4,5$		$\zeta = 6,4$		$\zeta = 8,6$	
		r %	E	r %	E	r %	E	r %	E	r %	E
4-я серия	Chironomidae	38	0,21	37	0,19	40	0,23	41	0,24	41	0,24
	Gammaridae	27	0,04	39	0,07	28	0,06	30	0,09	31	0,11
	Неживой корм	22	—0,06	25	0	27	0,04	27	0,04	28	0,05
	Dreissena	13	—0,32	9	—0,47	5	—0,67	2	—0,85	0	—1,00

териала, в противоположность рассмотренным выше случаям, не привело к изменению его элективности, и указанная нейтральность сохранялась при всех испытанных значениях ζ-показателя. Естественно, что постоянство E для варьируемого ингредиента привело к более или ме-

нее постоянному значению показателей элективности и для других составных частей пищи, результатом чего явилась однородность состава рационов, вне зависимости от характера распределения пищевого материала.

Наконец, в четвертой серии варьируемым ингредиентом были Dreissena, обладавшие, при равномерном распределении пищевого материала, явно отрицательной избираемостью. В этом случае увеличение агрегатности привело к еще более низким показателям элективности, причем, при весьма высоких значениях ζ-показателя для Dreissena, последние совершенно выпали из рациона.

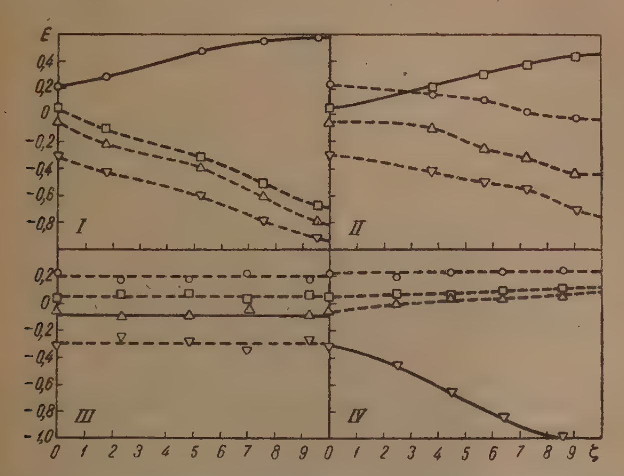


Рис. 2. Изменение избираемости (*E*) при увеличении агрегатности (ζ) одного ингредиента и равномерном распределении прочих. Изменения ζ (абсцисса) относятся только к варьируемому ингредиенту. Обозначения — как на рис. 1

На основании опытов всех четырех серий данного раздела (см. рис. 2) возможно сделать следующий вывод.

Увеличение агрегатности одного ингредиента пищевого комплекса, при неизменном состоянии прочих, приводит к различным результатам, в зависимости от характера избираемости данного ингредиента при равномерном распределении всех составных частей пищевого материала:

а) при положительном исходном значении E варьируемого ингредиента — к увеличению его избираемости;

б) при нейтральном исходном значении E избираемость остается постоянной;

в) при отрицательном исходном значении E — к уменьшению избираемости.

3. Третий раздел работы заключался в том, что в пищевом комплексе, состоящем из двух компонентов — Chironomidae и Gammaridae, варьировалось распределение и тех и других, причем величины ζ-показателей для Chironomidae постоянно снижались, величины же ζ-показателя для Gammaridae соответственно возрастали. Таким образом в первых двух сериях ζ-показатели для Chironomidae были выше, в третьей серии приблизительно равны и в двух последних ниже, чем для Gammaridae. Отсюда разность $c\zeta - g\zeta$ в первой и второй сериях положительна, в третьей серии ≈ 0 и в четвертой и пятой сериях отрицательна (табл. 3).

Полученные для каждой серии величины элективности удобно также выражать в виде разности. Таким образом получается возможность

Таблица 3

Изменения избираемости при одновременном варьировании распределения двух ингредиентов

	Показатели избираемости	Chironomidae	Gammaridae	$c\zeta - g\zeta$	$cE - gE$
1-я серия	$r_1\%$	81	19		
	E_1	0,24	—0,42	1,80	0,66
	ζ_1	1,86	0,06		
2-я серия	$r_2\%$	76	24		
	E_2	0,21	—0,35	0,88	0,46
	ζ_2	1,73	0,85		
3-я серия	$r_3\%$	54	46		
	E_3	0,04	—0,04	—0,02	0,08
	ζ_3	1,07	1,09		
4-я серия	$r_4\%$	45	55		
	E_4	—0,05	0,05	—0,44	—0,10
	ζ_4	0,72	1,16		
5-я серия	$r_5\%$	39	61		
	E_5	0,22	0,10	—1,22	—0,32
	ζ_5	0,39	1,61		

судить о влиянии на степень избираемости одновременно варьируемых компонентов пищи.

На рис. 3 дана полученная зависимость. Как видно, по мере уменьшения относительного значения ζ-показателя для Chironomidae роль последних в рационе также уменьшается. Тем не менее при разности

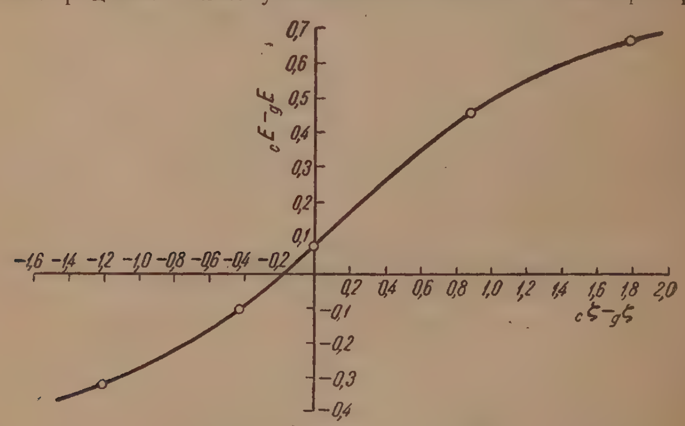


Рис. 3. Изменения избираемости при одновременном варьировании двух ингредиентов пищевого комплекса. cE и $c\zeta$ — избираемость и агрегатность Chironomidae; gE и $g\zeta$ — избираемость и агрегатность Gammaridae

$c\zeta - g\zeta = 0$ в рационе доминируют все же Chironomidae, уступая первое место Gammaridae лишь тогда, когда разность $c\zeta - g\zeta$ ставится меньше — 0,2.

Следовательно, при соответствующих изменениях агрегатности отдельных ингредиентов пищи смещаются не только величины избираемости, но изменяется также знак, т. е. компонент положительно-элективный становится отрицательным, и наоборот.

Выводы

1. Одинаковое увеличение агрегатности всех ингредиентов пищевого комплекса приводит к более глубокому расхождению величин элективности при сохранении общего порядка в распределении показателей E (табл. 1, рис. 1).

2. Увеличение агрегатности одного ингредиента при сохранении status quo прочих имеет следствием один из следующих результатов:

а) при положительном исходном значении E варьируемого ингредиента — увеличение его элективности;

б) при нейтральном исходном значении E избираемость остается постоянной.

в) при отрицательном исходном значении E — уменьшение элективности варьируемого ингредиента (табл. 2, рис. 2).

3. Одновременное изменение агрегатности ингредиентов пищевого комплекса может привести не только к смещению величин элективности, но и к изменению знака показателя, т. е. ингредиент положительно-элективный становится отрицательным, и наоборот (табл. 3, рис. 3).

Литература

1. Ивлев В. С., Количественное изучение выедания бентоса рыбами, Рукопись.— 2. Ивлев В. С., Опыт экспериментального анализа явления элективности пищи, Рукопись. —3. Ивлев В. С., Плотность и распределение пищевого материала как факторы, определяющие размеры рациона, Рукопись.— 4. Larsen K., The distribution of the invertebrates in the Dybs-Fjord, their biology and importance as fish food, Rep. Dan. Biol. Stat., 41, 1936.— 5. Шарыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XVIII, 1939.— 6. Шарыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия, Рукопись.

THE DEPENDENCE OF THE FOOD ELECTIVITY OF FISHES ON THE CHARACTER OF ITS DISTRIBUTION AT THE BOTTOM OF THE SEA

V. S. IVLEV

Institute of Marine Fisheries and Oceanography

Summary

Experimental analysis of the electivity of nutrition of animals shows that this phenomenon is very complex and depends on a great number of causes, both those inherent to the feeding individual, i. e. depending on its constitutional characters and physiological condition, and those on the foodstuffs, living or dead, utilized by it (2).

On the other hand, as we have found (3), an active influence is exerted on the intensity of feeding by the character of distribution of the foodstuffs, resp. by their aggregateness, which determines, caeteris paribus, the volume of the predatory animal's ration.

The present article describes the results of experiments arranged for the purpose of establishing the effect of the degree of aggregateness of food on the irregularity and intensity of the process of food selection.

It should be remembered that the quantitative expression of food electivity, i. e. the index of electivity, first proposed by Larsen (4), as the ratio of the relative value of the component under consideration in the natural foodstuff complex (p_i) to the relative value of the same component in the food ration of the predatory animal (r_i), has been substituted by Sharyghin (5,6) and by myself (1) by its inverse, as a more rational expression. However, later on we renounced the use of this index (2), because of its numerous inherent defects: it is expressed by a positive quantity when the actual electivity is negative or null, the changes in the index observed in the positive

and negative regions are disproportionate, etc. Therefore we have accepted, as index of electivity (E) a dependence of the type expressed by the formula

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$$

which eliminates the defects we have enumerated above.

The index of aggregateness is ζ which may be determined from the equality

$$\zeta = \sqrt{\frac{\Sigma\alpha^2}{n}},$$

where α stands for the values of the deviations of the foodstuff density in the individual sites from its average density in the area under consideration and n for the number of density measurements taken (3).

The experiments were arranged in large cuvettes (70×80 cm). The water layer was 4—5 cm deep, the slime layer 5—7 mm. The experimental animals were 3.5—6 cm long this year's Cyprinus carpio. Every separate test included, as a rule, 5 individuals. As foodstuff we used:

1. Chironomidae larvae which were fixed by thin silk threads for the purpose of keeping intact the character of their distribution; these threads did not hinder the fishes to swallow the larvae.
2. Gammaridae, which were killed by heating before the beginning of the test.
3. Small Dreissena.
4. Dead food — sturgeon caviar, denaturated by heating and freed from connective tissue interlayers.

In every case the proportion of the various component foodstuffs was the same. The aggregateness of the foodstuffs was achieved by distributing the component needed or the entire complex in the shape of one concentric aggregation with maximum density in the centre, the density gradually decreasing towards the periphery. The effect of the ζ-index was determined in every case empirically on the ground of determinations of the density of foodstuffs on 56 areas, 100 cm² each.

Every test continued 2 hours, after which the fishes were dissected and the contents of their intestinal tract analysed. It was established by preliminary tests that at 19—22°C the various foodstuffs are not destroyed in the course of 2 hours to such a degree as to become unrecognizable and to escape registration.

The fishes to be used for the test were not fed for 20—24 hours.

On the ground of these tests the following conclusions can be made:

1. An equal increase in the aggregateness of every ingredient of the foodstuff complex leads to a deeper deviation of the electivity values, the general order in the distribution of the E-indices remaining unchanged (cf. Table 1, Fig. 1).

2. Increase in the aggregateness of one of the ingredients combined with preservation of the status quo of the rest of them leads to one of the following results:

a) if the original value of E of the component subjected to variation is positive, its electivity is raised;

b) if the original value of E is neutral, its electivity remains constant;

c) if the original value of E is negative, the electivity of the component subjected to variation is lowered (cf. Table 2, Fig. 2).

3. Simultaneous changes in the aggregateness of the ingredients of the food complex may lead not only to the shifting of the values of their electivity but even change the sign of its index, i. e. a positively elective ingredient may become negatively elective and vice versa (c. Table 3, Fig. 3).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ ГОЛЬЦОВ РОДА SALVELINUS

А. Н. ПРОБАТОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

Обитающие в наших водах рыбы рода Salvelinus — гольцы (сем. Salmonidae) делятся на две группы. Первая представлена проходными формами, для размножения поднимающимися из моря в реки или в озера. К ним относятся: в бассейне Северного ледовитого океана Salvelinus alpinus, а в бассейне Тихого океана Salvelinus malma и Salvelinus leucomaenis.

Вторая группа — озерные гольцы — пальи, весь жизненный цикл которых протекает только в пресной воде.

К настоящему времени изученность всей этой группы рыб, особенно пресноводных гольцов, далеко не достаточна.

Несомненно то, что процесс образования пресноводных гольцов шел разными путями. В этом отношении мы полагаем возможным их разделить на три группы:

Первая — гольцы, встречающиеся в холодных озерах, преимущественно горных, расположенных иногда на высоте свыше 2 тыс. м над уровнем моря. Эти гольцы должны рассматриваться как реликт ледникового периода. Как более древние, они отличаются наибольшей адаптированностью к озерным условиям. К ним, например, должны быть отнесены гольцы альпийских озер, также озер Финляндии, Швеции, Норвегии, а у нас пальи Ладожского и Онежского озер (S. lepechini) и ряд других. К этой же группе, очевидно, принадлежит и S. alpinus erythrinus — даватчан из озера Фролиха (бассейн Байкала).

Вторая группа возникла от проходных видов S. alpinus и S. malma вследствие задержки части этих рыб в озерах, служивших до определенного времени местом нереста названных мигрантов. Такое возникновение озерных гольцов могло произойти в результате полного отчленения тех или иных озер от той речной системы, через которую шел в эти озера миграционный путь упомянутых проходных форм.

Третья группа пресноводных гольцов возникла от тех же проходных гольцов, но в результате постепенного сокращения сроков их пребывания в море и все большего и большего удлинения их пресноводного цикла жизни, который в конечном счете стал для них постоянным. Пресноводные гольцы второй и третьей групп, я полагаю, широко распространены как в бассейне рек Северного ледовитого, так и Тихого океана.

Остановимся конкретно на вопросе образования последних двух групп.

В бассейне Тихого океана вид S. malma распадается на проходных и пресноводных. Последних из речек Шантарских островов и нижнего Амура и рек, впадающих в Японское море, Таранец выделяет как S. malma infraspecies curilis [1]. Таранец считает, что и в морфологиче-

[1] Эта форма соответствует S. pluvis из северной Японии и S. malma lordii из Северной Америки.

ском и биологическом отношении эта форма устойчива, на основании чего он отбрасывает ее определение как морфы проходной мальмы. Действительно, по данным Линдберга и Дулькейта, речная мальма Шантарских островов, попадая в соленую воду, гибнет. Таранец рассматривает эту речную мальму как реликт, оставшийся после ледникового периода, т. е. по своему происхождению она соответствует пресноводным формам гольцов горных озер Европы. Названный автор не считает эту мальму аналогичной той, что, например, обитает в озерах системы рек Охоты и Кухтуя и речек на о. Ольском. Происхождение последних он относит за счет проходной мальмы, задержанной в пресных водоемах в итоге изоляции озер в более позднее время.

Что касается бассейнов рек Северного ледовитого океана, то здесь образование пресноводных гольцов во многих случаях объясняется тем же, т. е. задержкой части проходных гольцов S. alpinus в отчленившихся озерах. О том, что такой переход у S. alpinus легко осуществим, можно судить уже по тому, что данная рыба значительную часть своей жизни проводит как в озерах, связанных с реками, так и в самих реках по пути в эти озера. И молодь гольца, по выходе из икры, остается до ската в море от 2 до 4 лет.

Мне известно, например, что в верховьях р. Кары, в некоторых замкнутых ныне, но прежде сообщавшихся с этой рекой озерах есть голец. Едва ли можно отрицать, что по происхождению он относится к ранее проходному, оставшемуся в этих озерах в результате их изоляции. Это тем более правдоподобно, что расположенные в этой же местности другие озера, служащие истоками р. Кары, ежегодно посещаются проходными гольцами, поднимающимися в них с моря на нерест. Следует учесть и то, что S. alpinus характеризуется исключительной приспособляемостью к резко отличным экологическим условиям, как в отношении химизма, температуры воды, так и глубины, течений и т. д.

Но, наряду с изложенным, я склонен к выводу, что образование форм пресноводных гольцов от проходного S. alpinus в северной части Европы и Азии не может объясняться лишь изоляцией отдельных участков той или иной речной системы. Действительно, есть формы пресноводных гольцов, которые имеют доступ к морю через реки, но в море они не мигрируют. К таким, например, относятся озерные формы р. Пясины, отмеченные Остроумовым, или гольцы озер, связанных с реками Ямала.

Причина образования этих форм, очевидно, в корне иная. Думается, что в этом случае пресноводные гольцы возникли в результате постепенного сокращения сроков пребывания в море проходного гольца S. alpinus и удлинения его пресноводного цикла жизни.

Известно, например, что озерные гольцы рек восточного Ямала выходят из озер в русла рек, спускаются по ним до самых устьев и даже встречаются в предустьевых пространствах и губах этих рек.

Постепенное возникновение большей привязанности к пресной воде у гольцов, я полагаю, является следствием малой солености морских вод того или иного участка, тем более надо учесть, что проходной голец S. alpinus в период его нахождения в море отдаленных миграций от берегов не совершает.

Соленость морских участков, тяготеющих к низовьям значительных сибирских рек под влиянием их стока чрезвычайно низка. В итоге, такой важный фактор, стимулирующий миграцию из моря в реки, как резкое различие в солености воды, сглаживается и постепенно теряет свое значение. Те или иные биологические стороны, которые бы устраняли возможность перехода S. alpinus к жизни только в пресных водоемах, едва ли следует допускать. Как уже было отмечено, голец размножается в пресной воде, годами там живет, весьма пластичен по отношению к внешним условиям и, следовательно, переход к постоян-

ному обитанию в речной системе не может для него исключаться, скажем, необходимостью коренного изменения условий размножения.

Под влиянием опреснения и кормность морских вод не представляет исключительных преимуществ, а следовательно, обратные миграции для гольца, т. е. из рек в море уже в значительной мере теряют столь важное биологическое значение.

Интересно отметить, что в тех районах, где прибрежные участки моря характеризуются еще достаточно высокой соленостью, как то у Новой Земли, у Мурмана, по южному побережью Карского моря (от Югорского Шара до Ямала), наблюдается главным образом проходной голец, а из пресноводных гольцов, те, что возникли в итоге обособления озер от речной системы. По всем данным, там нет гольцов, всегда обитающих в таких озерах, которые сообщаются с реками.

В районе же Обской губы и далее на восток, в зоне значительного опреснения прибрежных участков морей, проходной голец количественно представлен слабее, нежели пресноводный. Во всяком случае в этой области более типичны озерные формы и они возникли от проходного гольца S. alpinus, как в итоге изоляции озер, так, очевидно, и в неменьшей степени вследствие полного перехода какой-то части S. alpinus в речные и озерные водоемы в результате сильного опреснения соответствующих районов моря.

Можно предполагать, что и чисто пресноводные речные гольцы, встречающиеся в текущих с Урала притоках р. Печоры [2], по своему происхождению относятся к этой последней группе, так как пространства моря, лежащие в зоне влияния этой огромной реки, сильно опреснены. Но возможно происхождение этих гольцов и иное, а именно, они проникли в систему Печоры из бассейна р. Кары.

Обращает внимание, что третий вид проходных рыб рода Salvelinus, обитающий в бассейне Тихого океана,— S. leucomaenis, очевидно, не образует пресноводных форм, что пока трудно объяснить вследствие очень слабой изученности биологии этой рыбы. Но следует принять во внимание то, что S. leucomaenis по существу является полупроходной рыбой, поднимающейся в реки невысоко и не остающейся в них на относительно долгие сроки. Следовательно, в противоположность S. malma и S. alpinus данный вид менее привязан к пресной воде.

Возвращаясь к производным S. malma, я считаю, что в системе рек, впадающих в Охотское и Берингово моря пресноводная мальма образовалась главным образом в результате изоляции отдельных озер, а не путем постепенного перехода проходной формы к постоянной жизни в пресной воде, так как влияние относительно незначительных рек этих бассейнов на прибрежные части названных морей невелико.

Формы озерных гольцов, возникшие в результате изоляции озер, будут отличаться от проходного гольца и друг от друга тем больше, чем раньше произошло отчленение озера, и уже теперь известно, что в области рек к востоку от Оби имеются отличные от морского гольца и друг от друга озерные формы. Например, известен озерный голец в бассейне р. Пясины, который в начале сентября выходит в реки на нерест. В бассейне р. Хатанги из озера Боганидского описана форма S. boganidae, из озера Есей — S. tolmatchoffi, а из озера Неелова (бассейн р. Лены) — S. jacuticus, в озерах бассейна рек Индигирки и Чукочьей — S. szerskii. По Аргентову и Иохельсону, есть пресноводный голец в озерах Чаунского края. Есть озерные гольцы между р. Колымой и р. Индигиркой.

На первый взгляд кажется удивительным, что в территориально ограниченной зоне встречается такое разнообразие пресноводных форм гольцов, но в свете вышеизложенных соображений это естественно,

[2] О наличии здесь гольца мне любезно сообщил Л. И. Васильев.

так как возникновение их шло совершенно разными путями и обособление тех или иных групп протекало в самые различные периоды,— процесс, который наблюдается и в наше время.

Говоря о мальме, Таранец отмечает, что на Камчатке, Анадыре, в бассейне Охотского моря местные жители различают много отдельных форм. Для Анадыря еще Сокольников указывал отдельные как бы формы для проходных, отличающиеся и по размерам и по времени выхода в реку и высоте подъема. Андриашев приводит сведения, что, по утверждению чукчей, в лагунах, отделенных от моря в районе мыса Дежнева, обитает мальма, по виду отличающаяся от морской. Линдберг и Дулькейт сообщают, что в одном из озер северной части о. Шантар, в озере, недавно утратившем связь с морем, они видели много морских мальм весом до 1 кг. Таранец описывает особую форму — S. malma infr. kuznetzovi из озера Ушки (бассейн р. Камчатки), а из горных озер бассейна р. Охоты — S. neiva.

Все эти примеры указывают на исключительный диапазон в образовании форм у рода Salvelinus. В одних случаях мы имеем, повидимому, пресноводные формы, еще не обладающие резкими признаками, отличающими их от проходных, в других обособление произошло раньше, и уже определились признаки, позволяющие выделить гольцов в мелкие таксономические единицы, в третьих встречаются подвиды и даже виды. Фактор времени в обособлении отдельных групп гольцов в пресных водах выдвигается с особой ясностью. И очевидно, будут найдены какие-то пресноводные формы, связующие гольцов, возникших в результате перехода к пресноводному образу жизни,— с одной стороны, гольца северных морей и с другой — Тихого океана (мальмы).

Литература

1. Андриашев А. П., Очерк зоогеографии и происхождения фауны Берингова моря и сопредельных вод, изд. Ленингр. гос. университета, 1939.— 2. Аргентов С. А., Рыбы водной системы р. Колымы с прилегающими к ней озерами и Ледовитым морем, Акклиматизация, I, 1860.— 3. Берг Л. С., О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов, изв. Ак. Наук, 1918.— 4. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР, ч. 1, 1932.— 5. Дрягин П. А., Рыбы р. Колымы, Рукопись.— 6. Есипов В. К., Материалы по биологии и промыслу новоземельского гольца, Тр. Арк. ин-та, XVII, 1935.— 7. Иохельсон В. И., Некоторые данные о рыбах Колымского края, Землеведение, 1898.— 8. Линдберг Г. У. и Дулькейт Г. Д., Материалы по рыбам Шантарского моря, Изв. Тихоокеан. ин-та рыбн. хоз., III, п. 1, 1924.— 9. Остроумов Н. А., Рыбы и рыбный промысел р. Пясины, Тр. Полярн. комис. Ак. Наук, вып. 30, 1937.— 10. Пробатов А. Н., Голец Карского моря, Рукопись, 1939.— 11. Сокольников Н. П., Река Анадырь, ее рыбы и рыболовство, Тр. Об-ва судоходства, Пром. отд., VI, 1911.— 12. Солдатов В. К., Промысловая ихтиология, ч. II, 1938.— 13. Таранец А. Я., Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря, Тр. Зоолог. ин-та, Ак. Наук, IV, 2, 1936.— 14. Юданов, Обская губа и ее рыбохозяйственное значение (по материалам Ямальской экспедиции 1932 г.), работы Обско-Тазовской рыбохоз. станции, I, 4, 1935.

ON THF ORIGIN OF FRESHWATER FORMS OF THE GENUS SALVELINUS

A. N. PROBATOV

Institute of Marine Fisheries and Oceanography

Freshwater forms of the genus Salvelinus are relicts of the glacial period, They originated from migratory species after a complete isolation of the lakes of the corresponding river-system used by these fishes for breeding. In many cases the origin of the freshwater forms of the genus Salvelinus may be ascribed to a gradual shortening of the pelagic life-period of the migratory Salvelinus and a prolongation of their freshwater life-period. The process may have taken this course in regions of intensive freshening of the coastal waters, such as the arctic seas from the Obskaya Bay eastwards.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 3

ПИТАНИЕ ДЯТЛОВ СОКОМ ДЕРЕВЬЕВ

В. И. ОСМОЛОВСКАЯ

Лаборатория зоологии позвоночных Московского государственного университета

Ранней весной в древесине деревьев, от корней к распускающимся почкам, двигается сок, богатый сахаром и другими органическими веществами. Концентрация сахара в соке березы колеблется от 0,7 до 1,2%, а у клена достигает 3,1%.

Весной сок движется под очень сильным напором и при поранении коры деревьев происходит его истечение, называемое в физиологии растений «весенним плачем». В нашей литературе имеется ряд работ, посвященных изучению движения сока деревьев и методов его получения [4, 14 и др.].

Вопрос о том, используют ли животные древесный сок как своеобразный источник питания, до последнего времени оставался совершенно не изученным. Только в американской литературе [2] есть хорошие описания жизни Sphyrapicus varius — дятла, который питается соком деревьев и даже выкармливает им птенцов. Английское название этого вида — sapsucker (сокосос) — хорошо подчеркивает данную биологическую особенность. Короткий толстый язык этого дятла, снабженный на конце специальными щетинками, приспособлен для добывания сока. Это ограничивает возможность добычи насекомых, скрытых под корой, и Sphyrapicus varius ловит главным образом открыто живущих, летающих и ползающих насекомых, а осенью охотно поедает ягоды. При таком питании описываемые дятлы не могут вести оседлый образ жизни в северных районах, и в Канаде обитают подвиды, для которых характерны резко выраженные сезонные перелеты.

Пьют ли древесный сок другие виды дятлов — до последнего времени оставалось невыясненным. Американские зоологи считают, что дятлы рода Dryobates и Picoides частично питаются соком деревьев, но при этом обычно пользуются соко-точащими ранками, сделанными Sphyrapicus varius. Известно было, что эти дятлы долбят сырорастущие деревья, оставляя на стволе ряды отверстий, расположенных параллельными полными или неполными кольцами. Такое «кольцевание» деревьев Альтум (Altum [1]) выделяет в совершенно особый тип повреждений. Кёниг и Боден (König u. Boden [1]) высказали предположение, что «кольцевание» деревьев связано с питьем сока, но Альтум, подробно разбирая вопрос, отрицает эту гипотезу, выдвигая мало обоснованные соображения о специальном повреждении деревьев для привлечения насекомых.

В настоящее время вопрос о том, что при кольцевании деревьев дятел действительно пьет сок, не вызывает сомнения. Из русских зоологов на основании личных наблюдений об этом пишут Н. И. Дергунов [3] и А. Н. Формозов [16]. В немецкой литературе есть специальные работы по этому вопросу [8], на основании которых Штреземан (Stresemann [13]) приводит ряд интересных наблюдений за сосанием сока трехпалым и большим пестрым дятлом. Наиболее часто встречаются указания на кольцевание деревьев большим пестрым дятлом. Франц (Franz [17]) отмечает также, что деревья кольцует белоспинный дятел. А. Н. Формозов наблюдал кольцевание деревьев средним пестрым дятлом; мы видели, как этим занимался трехпалый. Видимо, кольцевание деревьев свойственно всей группе пестрых дятлов. Лиенарт (R. Lienhart [5]) предполагает, что деревья кольцует желна, у Альтума [1] есть указания, что это делает и зеленый дятел, но последнее не подтверждено более поздними точными наблюдениями.

Список древесных пород, на которых отмечали «кольца», сделанные дятлами, необычайно разнообразен. Чаще всего кольца встречаются на березе. При внимательном осмотре березовых дров почти всегда можно найти на коре следы кольцевания. Кроме березы, из других лиственных пород, кольца были отмечены на тополе [1], ольхе [9], липе [7]. А. М. Сергеев видел кольца на дубе, И. М. Олигер — на буке, А. Н. Фромозов наблюдал кольцевание серебристого тополя, сливы и

груши, мы — осины и клена. Из хвойных деревьев известны случаи кольцевания ели, сосны, пихты, кедра и лиственницы.

Поставив вопрос, насколько широко распространен этот способ питания дятлов, мы убедились, что окольцованные деревья встречаются в самых разнообразных условиях. Мы находили окольцованные деревья под Москвой, в Костромской области, на нижнем течении Иртыша (400 км ниже Тобольска) и на границе лесной зоны в низовьях р. Оби, под Сале-хордом; А. Н. Формозов видел окольцованные деревья на Кавказе, в Горьковской обл., в Лапландии и на Дальнем Востоке; П. М. Шульпин отмечал их на Алтае, И. М. Олигер — в Крыму и Мордовской АССР. В Наурзумском бору, расположенном среди степей Кустанайской области Казахстана, по наблюдениям А. Н. Формозова, большой пестрый дятел очень сильно повреждает оба вида берез (B. verrucosa и B. kirghizorum).

Из приведенных данных видно, что кольцевание деревьев весьма обычное явление, свойственное многим видам дятлов. Они используют сок самых разнообразных древесных пород в различных областях лесной зоны. Малочисленность литературных указаний по этому вопросу объясняется недостатком зоологических наблюдений. Совершенно очевидно, что при дальнейшем изучении будет выявлен еще ряд животных, использующих древесный сок в качестве источника питания. В настоящее время, по наблюдениям А. Н. Формозова, известно, что весной грызет кору и пьет сок белка; то же отмечает Стахровский [12]; у Рудзского [10] есть указания на то, что деревья «кольцуют» сони.

Интересен также вопрос о «вторичных потребителях» древесного сока, т. е. тех, которые не могут прогрызть или продолбить кору, но собирают сок при истечении из ранок. В первую очередь сюда относятся различные насекомые (муравьи, осы, бабочки и некоторые виды мух и жуков). По американским данным, из ранок, продолбленных Sphyrapicus varius, пьют сок колибри.

Летом 1939 г. во время работы в лесах Шарьинского района (восточная часть Костромской обл.) мне удалось собрать материал по питанию дятлов древесным соком, что при отсутствии детальных наблюдений в литературе может представить интерес.

За весь период работы, с мая по сентябрь, я отметила 27 случаев сосания сока. Из них 26 наблюдений относилось к большому пестрому дятлу (Dryobates major) и одно к трехпалому (Picoides tridactylus). Питье сока можно установить только при непосредственном наблюдении за кольцеванием деревьев. «Кольцуя» дерево, дятел делает горизонтальные ряды пробоин, ждет пока в них не начнет появляться сок, а потом поочереди прикладывает клюв к каждому отверстию. Затем он делает небольшой прыжок кверху и повторяет то же самое. В результате на стволе остаются параллельные ряды ранок, охватывающие дерево полными или чаще неполными кольцами. Из этих наблюдений становится ясно, почему после сосания следы работы дятла остаются в виде параллельных полуколец: при таком расположении отверстий, неподвижно сидя на стволе, дятел пьет сок поочереди из нескольких дырочек, по мере того как они наполняются соком. Наблюдая за дятлом, долбящим дерево, можно издали по стуку узнать, пьет ли он сок или долбит дерево с другой целью. При сосании сока несколько быстрых ударов чередуются с продолжительными паузами, во время которых дятел ждет появления сока, тогда как при добывании насекомых он долбит без регулярных остановок.

Весной из ранок, нанесенных дятлом, сок выделяется настолько обильно, что часто весь ствол дерева бывает мокрым. Поэтому дятел предпочитает пить сок на окольцованных ранее деревьях; сначала он осматривает старые отверстия и уже после этого приступает к долблению новых. Мне неоднократно приходилось отмечать кольцевание одних и тех же деревьев, на которых нередко кормились по два, а однажды даже три дятла. С другой стороны, такая привязанность к определенным деревьям, видимо, связана с отличиями в химическом составе сока. Химическими анализами установлено, что процент сахара в весенней пасоке клена может колебаться от 1,15 до 3,1%, а у березы от 0,7 до 1,2%. Вполне вероятно, что дятлы предпочитают кольцевать деревья с наиболее сладким соком, и этим объясняются случаи, когда сильно окольцованные стволы встречаются рядом с совершенно

нетронутыми. Некоторые деревья дятлы кольцуют из года в год, и на них можно видеть следы колец разной давности.

Точно такую же привязанность к определенным деревьям, связанную с вкусовыми отличиями сока, отмечают и для североамериканских дятлов — Sphyrapicus varius [1]. Эти дятлы, по описанию Боллеса (Bolles, цит. по Мензбиру [6]), имеют определенную группу деревьев, или «садик», который используют в течение нескольких лет.

Вкусовые качества сока влияют также и на выбор дятлами тех или иных пород деревьев. Но, к сожалению, в литературе нет достаточных данных по химическому составу сока разных видов деревьев, и, в частности, совершенно отсутствуют сведения о составе сока хвойных пород.

При непосредственных наблюдениях за кольцеванием деревьев мне чаще всего приходилось отмечать питье сока ели. Из 27 указанных случаев, в 22-х дятлы кольцевали ель, в 2 случаях березу, в 2 случаях клен и в 1 случае пихту. Большее количество наблюдений за кольцеванием ели по сравнению с березой и другими лиственными породами связано с некоторыми морфологическими особенностям деревьев, влияющими на расположение колец. У березы дятел предпочитает кольцевать верхние части ствола, покрытые тонкой берестой. Ствол в нижней части, где слой коры особенно толст и прочен, дятел никогда не трогает.

Осматривая упавшие березы, А. Н. Формозов отмечал большое количество колец на вершине деревьев и боковых ветвях. Кольца начинались на высоте 8,5 м от корня и особенной густоты достигали на высоте 10—13 м. Мы видели березу, покрытую кольцами дятла, начиная с 3 м и до 18 м, причем отверстиями были испещрены даже тонкие ветви вершины. Подобное расположение колец характерно и для других лиственных пород, например липы. По наблюдениям Париса (Paris [7]), большой пестрый дятел кольцевал липу на высоте 6—10 м, и в этой зоне сучья и ветви дерева были сплошь усеяны следами от ударов его клюва. Наблюдение за кольцеванием деревьев на такой высоте крайне затруднительно, и этим отчасти объясняется то, что питание соком лиственных пород отмечено мной в единичных случаях. У хвойных деревьев, и в частности у ели, дятел, наоборот, кольцует нижнюю часть ствола, свободную от боковых ветвей. Толщина коры в этом случае не служит препятствием — боковым ударом клюва дятел легко скалывает слой отмершей верхней корки, а нижний красный ее слой он свободно пробивает. Большие старые ели до 105 см в окружности (толщина дерева измерялась на высоте груди) дятлы нередко кольцевали начиная от самого комля. В верхней части ствола, где кольцеванию ели препятствует густое расположение боковых ветвей, мне ни разу не приходилось отмечать следы колец. Напротив, я всегда, отмечала, что кольца, покрывающие ствол ели, поднимались вверх до первых боковых ветвей. Высокая оставленная на вырубке ель, совершенно лишенная сучьев, была сплошь усыпана кольцами от корня до самой кроны, на высоту около 11 м. На ели, растущей рядом, ветви которой начинались приблизительно с 1 м и шатром свешивались вниз, было только два кольца. В тех случаях, когда сучья неравномерно покрывают ствол с разных сторон, соответственно располагаются и кольца. На ели, где с одной стороны было много сухих сучьев, совершенно не было колец, тогда как противоположная сторона, очищенная от сучьев, была сплошь усеяна ими. В другом случае, соответственно расположению сучков, ель была окольцована с одной стороны до 3 м, а с другой до 5 м высоты.

В связи с тем, что ветви ели затрудняют кольцевание, дятлы обычно кольцуют старые деревья и никогда не трогают мелкой еловой по-

росли. На площадке в 100 м² было 14 окольцованных елей, причем 11 из них были толщиной от 60 до 105 см в окружности. Неокольцованных деревьев таких размеров на площадке не оказалось, тогда как маленькие елочки, густо покрывавшие площадку, совсем не имели следов колец. Пихту, так же как и ель, дятлы кольцевали в нижней, очищенной от сучьев части ствола. На сосне, судя по фотографиям Париса [7], кольца располагаются по всей высоте свободного от сучьев ствола, вплоть до самой кроны.

Из приведенных выше фактов не надо делать вывод, что характер кольцевания всецело зависит от морфологических особенностей дерева — толщины коры, расположения сучьев и т. д. Весьма вероятно, что распределение колец определяется также отличиями в составе самого сока. Работой Тимофеева и Кондратьевой [14] установлено, что в верхней части ствола березы сахаристость сока выше, хотя внизу он вытекает обильнее. Количество выделяемого сока зависит также от диаметра дерева, толстые деревья обычно дают больше сока; но, по наблюдениям Емельянова и Рахтенко [4], у старых деревьев с замедлением роста интенсивность выделения сока уменьшается.

Некоторые особенности в движении сока можно легко уловить, наблюдая за распределением окольцованных деревьев и последовательностью их кольцевания. По моим наблюдениям, все окольцованные деревья располагаются исключительно на вырубках и опушках леса, причем в некоторых местах количество их особенно велико. Так, по краю большой вырубки у станции Поназырево (Шарьинского района, Костромской обл.), среди группы отдельно растущих елей на площадке в 100 м² было 14 окольцованных деревьев. Наоборот, в густом еловом лесу мне ни разу не приходилось находить окольцованные деревья. Из работ по подсочке сахаристых деревьев известно, что в прореженных насаждениях, у хорошо освещенных деревьев движение сока начинается раньше и сахаристость его значительно выше. Если в густом лесу процент сахара в соке березы был равен 0,59, то у деревьев, растущих на свободе, он был равен 1,35 [14]. В некоторых случаях выделение сока у отдельно растущих деревьев может задерживаться вследствие глубокого промерзания почвы, но, как правило, по наблюдениям И. Н. Рахтенко [8], на возвышенных хорошо освещенных местах движение сока начинается на 5—10 дней раньше.

Известно, что истечение сока при ранении начинается раньше в нижней части ствола и значительно позднее в верхней [11]. При наблюдениях за работой дятла удалось установить, что у открыто растущих деревьев вначале сок движется значительно интенсивнее с южной, хорошо прогреваемой стороны, чем с северной. В течение первой декады мая 1939 г. дятлы кольцевали деревья главным образом с южной стороны и только позднее перешли на северную. До 10.V у 10 осмотренных елей все новые кольца располагались в основном на южной стороне, а с северной стороны ствола обычно отмечались отдельные дырочки. Как максимум, у одной ели с северной стороны было 3 кольца при большом количестве колец с южной, на другом дереве имелось 18 колец с южной стороны и 3 кольца с северной. У одной маленькой елочки 10 см в диаметре с южной стороны было 10 колец, а с северной — 7. В последнем случае, возможно, имел значение размер дерева; весьма вероятно, что у деревьев небольшого диаметра нет резкой разницы в интенсивности движения сока с разных сторон ствола.

После 10.V из 10 осмотренных елей 6 были окольцованы равномерно со всех сторон. У 4 елей с северной стороны не было колец, но в 2 случаях деревья росли на опушке и именно с этой стороны были затенены лесом.

Точно такую же закономерность удалось отметить при наблюдении за последовательностью в кольцевании определенных деревьев. 8.V на одной ели кольца были только с южной стороны и, охватывая ствол полукругом, лишь частично заходили на северную. 9.V на той же ели появилось два новых сплошных кольца, но если на протяжении 1 м ствола с южной стороны было 250 отверстий, то на таком же протяжении с северной их было всего 64. При осмотре этой ели 15.VI она была окольцована более или менее равномерно — на 19 колец с южной стороны приходилось 12 колец с северной. На пихте, по наблюдениям 14.V, следы кольцевания были только с южной стороны, и именно здесь дятел продолжал долбить дерево и пить сок. По материалам Лиенхарга на соснах большее количество полуколец отмечалось с наиболее освещенной стороны.

Время кольцевания деревьев в основном падает на раннюю весну, когда сок в деревьях движется особенно интенсивно. В 1939 г. в Шарьинском районе этот период продолжался до конца мая. 23.V сок в березах при ранении дерева выделялся еще очень обильно, но к моменту полного распускания листьев (29—30.V) истечение его прекратилось. У елей в это время сок еще выделялся, но в незначительном количестве. В период с 7.V по 1.VI сосание сока большим пестрым дятлом я наблюдала 25 раз, что составляет 32% от общего числа наблюдений. Если взять наблюдения за продолжительностью работы дятла, то из общего числа учтенных часов (5 ч. 04 мин.) 1 ч. 44 мин. он кольцевал деревья, т. е. на сосание сока приходится 34% времени работы по добыванию корма. Выяснить это можно только при непосредственных наблюдениях; по анализу содержимого желудка судить о значении этого вида пищи нельзя. Большое значение древесного сока в питании Dryobates major ранней весной, несомненно, связано с тем, что этот период является для него наиболее голодным. В шишках уже нет семян, открыто живущие насекомые еще не появились в достаточном количестве, и, кроме сока деревьев, основную пищу дятла составляют только муравьи. В это время для добывания сока дятлы часто долбят сырорастущие деревья. Так, до 30.V долбление было отмечено на 23 елях, 1 пихте, 4 березах, 2 кленах; после 30.V — на 2 осинах, 1 березе, 1 клене.

Однако долбление сырорастущих деревьев не ограничивается ранневесенним периодом. Как показали непосредственные наблюдения, дятлы могут кольцевать деревья и пить сок также в летнее и осеннее время. Я наблюдала кольцевание ели трехпалым дятлом 25.VII. Дятел долбил сырорастущую ель, а потом поочереди прикладывал клюв к местам долбления. На месте его работы оказался ряд свежепродолбленных отверстий, и ранки были наполнены каплями сладкого сока. Второй раз я наблюдала позднее кольцевание 18.IX. В этом случае большой пестрый дятел долбил клен. На месте долбления было два кольца свежепродолбленных отверстий, влажных от сока, вокруг которых уже ползали отдельные муравьи. При надавливании на край ранки острием ножа в незначительном количестве выделялся сок. По всей вероятности, в этих случаях дятел пробивает только кору и пьет концентрированный сок нисходящего тока флоэмы.

В жизни наших дятлов летнее или осеннее сосание сока не имеет большого значения, и, соответственно моим наблюдениям, в это время они редко кольцуют деревья. В противоположность им, североамериканские дятлы питаются соком в течение всего гнездового периода По описанию Боллеса (цит. по Мензбиру [6]), дятлы делают в стволах значительные углубления, на дне которых накапливается стекающий от листьев сок; нередко они поедают также мягкие волокна камбия и луба [2].

В заключение надо остановиться на вопросе о том, какое значение питание дятлов древесным соком имеет в лесном хозяйстве, поскольку речь идет о порче совершенно здоровых деревьев. Кольцевание деревьев можно рассматривать как своего рода подсочку, и весь вопрос сводится к тому, насколько страдают от этого деревья. Влияние подсочки на жизненные процессы дерева изучалось при работах по добыванию сока. В Америке, где некоторые кленовники подсачивались в течение 70—100 лет, было установлено, что при этом никаких отклонений в росте и плодоношении не происходило, технические качества древесины также не страдали. По наблюдениям Емельянова и Рахтенко [4] у березы, подсочка которой производилась в течение 6—8 лет, отмечалось замедление вегетации на 2—5 дней, в местах подсочки наблюдалось потемнение древесины в результате отложения из сока под влиянием воздуха окислов магния; но развития гнилостных заболеваний никогда не отмечалось. По моим наблюдениям, ранки, нанесенные дятлом, как правило, заживают очень хорошо, и на месте кольцевания на коре остаются незначительные шрамы. При кольцевании ели обычно происходило быстрое засмоление ранок — весной на другой же день, летом (25.VII) через 3 часа. Правда, степень засмоления не всегда бывает одинакова — некоторые ранки оставались совершенно не затянутыми смолой, тогда как около других образовывались подтеки смолы до 30 см длиной. Видимо, быстрота и степень засмоления ранок зависят от близости и расположения смоляных ходов.

Кольцевание деревьев может иметь вредное влияние в том случае, если дятел из года в год пьет сок на одних и тех же стволах. Кора этих излюбленных деревьев испещрена таким большим количеством пробоин, что становится похожа на решето. В Наурзумском заповеднике, по подсчетам А. Н. Формозова, на 300 см длины ствола небольшой березки было 295 колец, а на 20 см приходилось 890 отверстий. Нет сомнения, что в подобных случаях кольцевание может привести к истощению дерева. В некоторых случаях многократное кольцевание дерева на одном и том же месте вызывает болезненные разрастания древесины в виде уродливых кольцевых наростов. Такие валики разросшейся древесины мне приходилось отмечать на пихте и березе. На осине наросты древесины не образовывали сплошных валиков, а выступали в виде небольших вздутий на месте ранения, хорошо заметных под отодранной корой. Штреземан [13] приводит интересный снимок из работы Фукса (Fuchs [18]) нароста древесины на месте кольцевания сосны, причем на продольном распиле видны следы повторных повреждений. Лиенхарт [5] в своей статье дает хорошие фотографии кольцевых валиков на стволе сосны, а в работе М. Е. Ткаченко [15] имеется снимок наростов на стволе бука, окольцованного дятлом 25 лет тому назад.

Подобные случаи болезненного разрастания древесины, сильно снижающие строевые качества леса, встречаются сравнительно редко — не чаще, чем наросты древесины, образующиеся от других причин. Разрастание древесины связано с глубоким повреждением камбия, и в этом отношении деятельность североамериканского дятла (Sphyrapicus varius) который не только пьет сок, но и поедает камбий, приносит значительно больший вред. Эти виды дятлов, кольцуя в течение нескольких лет одни и те же деревья, нередко вызывают даже их гибель или частичное засыхание и отмирание ветвей. Особенно ощутима вредная деятельность этого дятла во фруктовых садах или в строевом лесу, где искривление и порча стволов приводят к их обесцениванию. На основании этого в Америке Sphyrapicus varius считают видом, приносящим значительный вред в лесном хозяйстве. Это

заключение ни в коем случае нельзя распространять на наших дятлов, хотя питье сока значительно снижает представление об их пользе. Последнее особенно относится к большому пестрому дятлу, который больше других пьет сок, что сводит к нулю пользу от его деятельности в ранневесенний период.

Выводы

1. С начала весеннего сокодвижения и до июня большой пестрый дятел систематически «кольцует» деревья и пьет древесный сок. Последний служит для дятла весной важным компонентом питания.

2. Использование древесного сока совпадает с наиболее голодным периодом в жизни Dryobates major, когда еще нет достаточного количества ползающих насекомых, а шишки хвойных деревьев потеряли все семена. На кольцевание деревьев падает 34% времени работы по добыванию пищи большого пестрого дятла и приходится 32% случаев наблюдений за его питанием.

3. Деревья с наибольшим количеством колец встречаются на вырубках и открытых местах, где движение сока начинается раньше и концентрация сахаров бывает выше. Последовательность появления колец также отражает особенности весеннего движения сока — дятлы начинают кольцевать деревья с южной, хорошо прогреваемой стороны, а затем уже переходят на северную.

4. В летнее время дятлы изредка пьют концентрированный сок флоэмы (25 июля и 18 сентября отмечено кольцевание деревьев большим пестрым и трехпалым дятлами).

5. В Шарьинском районе, Костромской области, кольца дятлов отмечены на шести видах деревьев, а всего по СССР известно не менее четырнадцати пород, сок которых пьют дятлы (в том числе и сок плодовых деревьев в садах, на которые нападает Dryobates medius).

6. Окольцованные дятлом деревья встречаются от лесотундры полуострова Ямала до южного берега Крыма и Кавказа.

7. Все это указывает на глубокую специализацию дятлов, которая у американских видов, преимущественно питающихся соком деревьев, достигла наивысшей ступени.

Литература

1. Altum B., Unsere Spechte und ihre forstliche Bedeutung, Berlin, 1878.— 2. Bent A., Life histories of north american woodpecker, United States National Museum Bull., 179, Washington, 1939.— 3. Дергунов Н. И., Метод массового учета птиц и опыт его применения к дятлам, Тр. I съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1928.— 4. Емельянов Ю. Н. и Рахтенко И. Н., Подсочка клена и переработка его сока в сироп, изд. Белорусской Академии Наук, Минск, 1936.—5. Lienhart R., Pics et conifères, Alauda, № 4, Octobre—Décembre, 1935.— 6. Мензбир М. А., Птицы, 1904—1909.— 7. Paris P., Pics et tilleuls, Alauda, № 4, Octobre—Décembre, 1935.— 8. Рахтенко Ю. Н., Изыскание лучших способов подсочки клена, Сборник работ по лесохимии Академии Наук БССР, Минск, 1936.— 9. Рудзский А. Ф., О роли дятлов в лесоводстве, Лесной журнал, 1878.— 10. Рудзский А. Ф., Настольная книга по лесоводству, 1897.— 11. Schröder, Beitrag zur Kenntnis der Frühjarsperiode des Ahorn, Jahrbücher für wissensch. Bot., Bd. 7, 1869.— 12. Стахровский В. Г., К изучению биологии белки при содержании ее в вольере-парке, Зоологический журнал, т. XI, вып. 1. 1932.—13. Stresemann E., Aves. Hndb. d. Zoologie, gegr. von D. Kükenthal, Bd-VII, т. 2, Berlin—Leipzig, 1927—1934.— 14. Тимофеев В. П. и Кондратьев В. С., Подсочка клена и березы для получения сахара, Тр. Сел.-хоз. академии им, К. А. Тимирязева, Москва, 1935.— 15. Ткаченко М. Е., Общее лесоводство. 1939.— 16. Формозов А. Н., Спутник следопыта, 1937.— 17. Franz, Beobachtungen über das Brutleben des Weissrückenspechtes, Beitr. zur Fortpflanzungsbiologie d. Vogel, September, 1937.— 18. Fuchs, Über das Ringeln der Spechte, Naturwissensch. Ztschr. f. Land- und Forstwirtschaft, Bd. 3, 1905.

USE OF THE JUICE OF TREES AS FOOD BY WOODPECKERS

V. I. OSMOLOVSKAIA

Laboratory of Zoology of Vertebrates of the Moscow State University

Summary

In the Summer of 1939 the author observed in the Sharya district of Kostroma Region the sucking of tree-juice by two species of woodpeckers: Dryobates major and Picoides tridactylus. She was able to note here the wounds left by woodpeckers on six different species of trees: birch, asp, maple, two species of fir, pyne.

It has been established that the making of ring wounds in trees is typical of the entire group of motley woodpeckers, which in USSR utilize at least 14 different tree species. The geographical prevalence of this phenomenon is observed over a wide area: trees with ring wounds are encountered from the forest-tundra zone in the Yamal peninsula to the beech woods of the Southern shores of Crimea and Caucasus. The injury thus inflicted upon wholesome trees by the woodpeckers in sucking them causes some harm to forest and fruit plantings. Practically however this harm is limited to few cases; when the same spots of the stem are subjected to reiterated injury in the course of a number of years, large knags are formed at the side of the rings.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор *Е. Н. Павловский*

Подписано к печати 12.VI. 1946 г. $6^1/_2$ печ. л. 10,5 уч.-изд. л.
Заказ № 415 Цена 9 р. А05740 Тираж 3000 экз.

2-я типография Издательства Академии Наук СССР, Москва, Шубинский пер., 10

Цена 9 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги), на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м³; см³; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

1. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на $^1/_3$ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать $^1/_5$ текста всей статьи и должен по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.